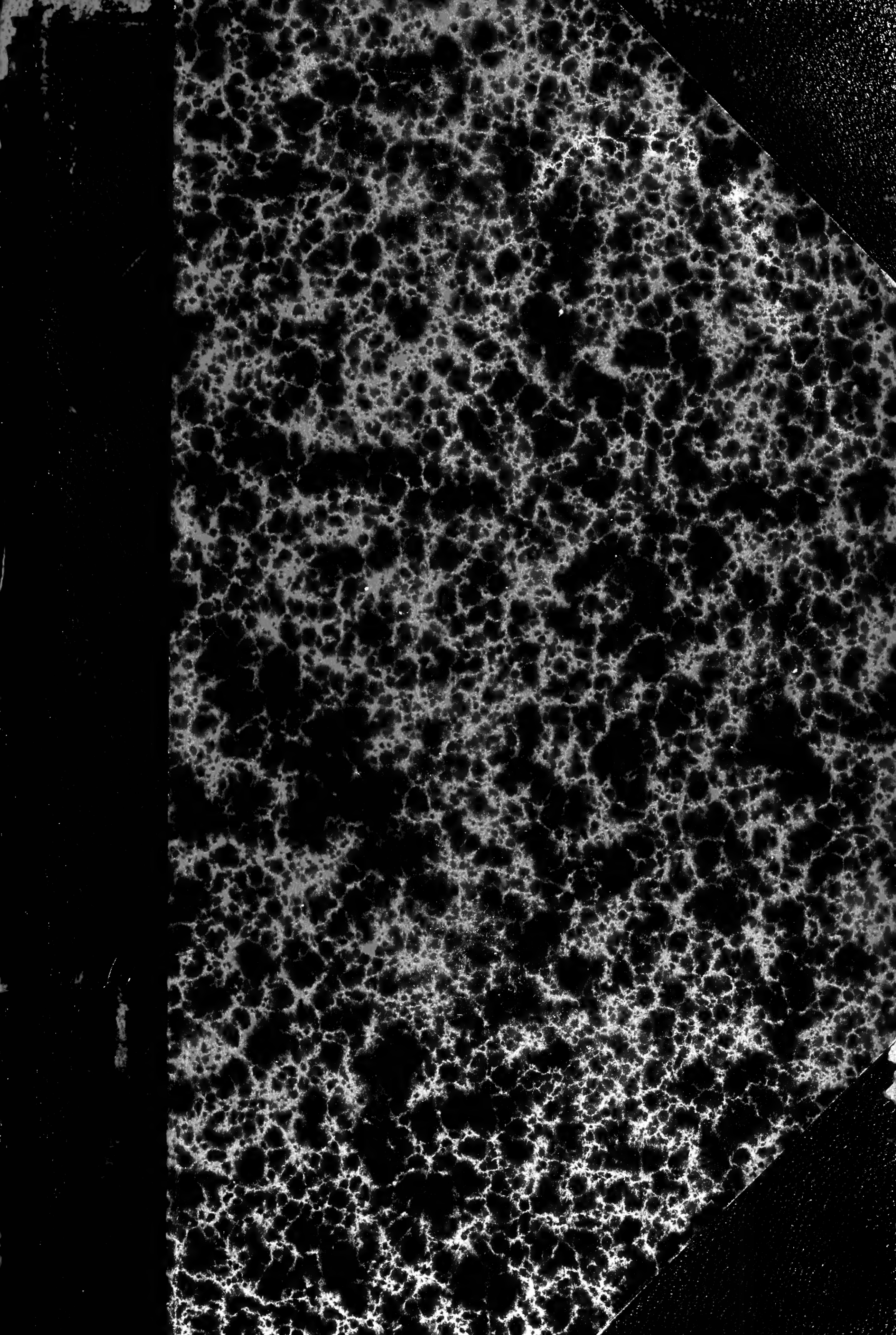


ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

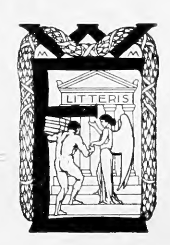
HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTSIEBZEHNTER BAND

MIT 137 FIGUREN IM TEXT UND 19 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1918



Inhalt des hundertsiebzehnten Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 8. Mai 1917

Zweites Heft

Ausgegeben den 19. Juni 1917

Drittes Heft

Ausgegeben den 25. September 1917

Viertes Heft

Ausgegeben den 16. Juli 1918

Die Entwicklung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago.

2. Teil.

Die Metamorphose (der Habitus der Larve).

Von

Hans Blunck,
Assistent an der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft.

Mit 57 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

A. Das Wesen der Insektenmetamorphose und die phylogenetische Bedeutung der Larve und Puppe von Dytiscus.

Die Metamorphose bezeichnet die Summe aller vom Augenblick des Ausschlüpfens des Individuums aus dem Ei bis zum Eintritt des geschlechtsreifen Stadiums sich abspielenden Formwandlungen, also den zwischen der Geburt und der letzten Häutung des Tieres liegenden Lebensabschnitt und im weiteren Sinne alle in diesen Zeitraum fallenden Lebensäußerungen. Die durch die Embryonalentwicklung eingeleitete Formbildung des Organismus wird durch die Metamorphose zum Abschluß gebracht.

Unter den zahlreichen Beispielen für Metamorphose im Tierreich nimmt die vollkommene Verwandlung der holometabolen Insekten unter anderen insofern eine Sonderstellung ein, als sie keine ursprüngliche Erscheinung darstellt. Die vollkommene Metamorphose ist eine »im Reiche der Insekten erworbene Höhergestaltung der individuellen Entwicklung« (Korschelt-Heider 1892 S. 858). Im Gegensatz zu den Larvenformen der Coelenteraten, Echinodermen, Mollusken, Crustaceen usw. lassen sich die Jugendstände der Holometabolen nur schwer zu Ahnenformen in Beziehungen setzen. Seit Fritz Müller den Satz aufstellte (Für Darwin, 1864, S. 80/81): »Es hat früher vollkommene Insekten als Raupen oder Puppen gegeben«, hat sich gegenüber der älteren Auffassung, die in der Raupe den Anneliden, in der Puppe den Kruster wiedererkennen wollte (vgl. Burmeister, Handbuch der Entomologie, V. Bd., 1. Teil, 1832, S. 451—452), die Anschauung Bahn gebrochen, daß die echten Larven und Puppen der Insekten für die

Stammesgeschichte der Hexapoden von untergeordneter Bedeutung sind. Alle modernen Autoren (vgl. die Arbeiten von MIALL 1895, S. 152—158, BOAS 1899, S. 385—402, LAMEERE 1899, SCHINDLER 1902, S. 341—356, PÉREZ 1903, HEYMONS 1909, DEEGENER 1909, BÖRNER 1909, S. 290—311, POYARKOFF 1910, S. 333—474, DEEGENER 1911, S. 495—505) sind sich darin einig, daß die Holometabola von Insekten mit unvollkommener Verwandlung abzuleiten sind. Aus dem uns heute vorliegenden Material dürfte sich folgende Auffassung über die Phylogenie der vollkommenen Insektenmetamorphose als genügend fundiert entwickeln lassen:

Die Jugendstadien der Urinsekten haben sich von den Imagines nur durch die Größe und durch den Mangel der Geschlechtsreife ausgezeichnet. In dieser Beziehung weisen einige in anderer Hinsicht wahrscheinlich ziemlich abgeleitete recente Apterygoten (Collembolen) die primitivsten Verhältnisse auf: sie sind ametabol. Die das Ei verlassenden Tiere waren kleiner, aber im übrigen den erwachsenen sehr ähnlich und strebten durch intensive Nahrungsaufnahme unter zahlreichen Häutungen dem imaginalen Zustand zu. Alle Häutungen waren Wachstumshäutungen (PÉREZ 1910, S. 221—233). Das Schwergewicht liegt bei den präimaginalen Stadien auf der Erhaltung des Individuums, bei den Erwachsenen auf der Erhaltung der Art.

In diesem Unterschied erblicken wir das treibende Agens, das zu dem morphologischen Gegensatz zwischen den Altersstadien geführt hat. Die Lösung differenter Aufgaben erfordert die Anwendung differenter Mittel. Bei den auf Wachstum sich einstellenden Jugendstadien führt die intensive Nahrungsaufnahme zur Ausgestaltung des Darmtraktus und der Organe zum Nahrungserwerb. Die Aufgabe der Imago begünstigte die Differenzierung aller Apparate zur Erhaltung und Verbreitung der Art, z. B. der Flugorgane und der sekundären Geschlechtscharaktere. Andererseits kamen diese Apparate bei den Jugendformen als für ihre Aufgaben überflüssig oder gar schädlich nicht zur Ausbildung, und manche primären Organe wurden aus denselben Gründen in der Entwicklung temporär retardiert. Jugendstadien und erwachsene Individuen gingen also primär in ihren Lebensäußerungen, dann aber auch morphologisch verschiedene Wege. Sie differenzierten sich zu »Larven« und »Imagines«. Mit den Häutungen verband sich ein Formwechsel.

Der bei diesem Prozeß zu wahrende ontogenetische Connex zwischen Larve und Imago legte indessen der morphologischen Divergenz beider gewisse Beschränkungen auf. Die Larve mußte gewissermaßen

bei jedem Schritt die Imago als ihr Endziel »im Auge behalten«, mußte ihr also im Laufe ihrer Ontogenie fortschreitend ähnlicher werden. Bei allen hemimetabolen Insekten kommt dieses Gesetz unverkennbar zum Ausdruck. Rhynchoten und Orthopteren nähern sich mit jeder Häutung mehr dem Bilde der Imago.

Je länger das Individuum indessen den typisch larvalen Habitus beibehält, um so länger kann es auch den larvalen Aufgaben nachkommen. So zeigt sich denn bereits bei den systematisch ziemlich tief stehenden Pseudoneuropteren das Bestreben, die Ausbildung der imaginalen Organe möglichst bis gegen den Schluß der Larvenperiode zu verschieben. Der Abstand zwischen dem letzten Larvenstadium und der Imago ist bei den Libellen viel größer als zwischen irgend zwei anderen, durch eine Häutung getrennten Entwicklungsstadien dieser Tiere.

Etwas weiter gehen in der gleichen Richtung bereits einige Rhynchotenfamilien, so die echten Blattläuse. Die Pemphigiden z. B. lassen als Jungläuse keine Spur der Flügelknospen erkennen, haben jederseits nur drei larvale Stemmata zur Ausbildung gebracht und dokumentieren sich somit als echte Larven. Der Typus der Junglaus bleibt auch nach der 1. Häutung noch ziemlich unverändert erhalten, und erst dem 3. und 4. larvalen Stadium liegt die Vorbereitung der imaginalen Charaktere ob: der Thorax verbreitert sich, die Flügelknospen treten auf, und die Facetten der Fliege differenzieren sich. Die 4. Häutung liefert das flugfähige und geschlechtsreife Insekt.

Noch deutlicher tritt das Bestreben, die Jugendstadien zu entlasten und den Vollzug der Umbildung zur Imago möglichst bis gegen den Schluß der Metamorphose zu verschieben, bei der den Aphiden nahestehenden Familie der Chermesiden und Phylloxeren hervor. Hier legt erst das letzte Larvenstadium die Flügelknospen und Facettenaugen an, hebt sich dadurch scharf aus der Reihe der Jugendstände heraus und führt den Namen Nymphe.

Ganz ähnlich wie bei den Chermesiden und Phylloxeriden liegen die Verhältnisse bei den Thysanopteren. Der Habitus der Larven bleibt sich bei den Blasenfüßen auf allen Entwicklungsstufen im wesentlichen gleich, nur das letzte larvale Stadium zeigt sich mit der Vorbereitung der Imago betraut. Diese Nymphe der Thysanopteren dokumentiert sich besonders dadurch recht augenfällig als eine der Umgestaltung der Larve in das Geschlechtstier dienende Zwischenform, als sie zeitweilig ruht.

Von der Nymphe der Thysanopteren bis zur **Puppe** der Holo-

metabola ist, biologisch gesprochen, nur ein Schritt. BÖRNER (1909, S. 298) erklärt sich sogar für eine vollständige Homologisierung der Thysanopteren- und Holometabolennymphe. In der Tat ist die Grenze zwischen der Nymphe der Blasenfüße und der Puppe primitiver Holometabola schwer zu ziehen. Die Thysanopterennymphe unterscheidet sich von einigen ebenfalls nur kurze Zeit ruhenden Neuropterenpuppen eigentlich nur dadurch, daß sie noch Nahrung aufnimmt. Bei den eigentlichen Holometabola ist die Nahrungsaufnahme während der Puppenperiode vollständig sistiert.

Die Puppen sind somit ausgeprägte Zwischenstadien und bilden das Glied, welches die für einen einzigen Sprung zu große Distanz zwischen Larve und Imago überbrückt. Die Frage, ob die Puppe ein einziges präimaginales Larvenstadium vertritt, ob sie das imaginiforme Nymphenstadium und mehrere präimaginiforme zusammenfaßt, oder ob sie durch Umbildung aus bereits geschlechtsreifen imaginalen Vorstadien sich entwickelt hat, wie BOAS und HEYMONS (1909, S. 137—188) annehmen, scheint mir von untergeordneter Bedeutung zu sein. Mit der Höherdifferenzierung der Insekten geht durchweg eine Reduktion in der Zahl der larvalen Häutungen parallel. Diese Reduktion ist vielleicht weniger auf die dadurch gemachte Substanzersparnis (DEEGENER 1909, S. 19), die mir ziemlich gering zu sein scheint, zurückzuführen, als auf die mit jedem Häutungsprozeß und seinen Nachwehen (Hinfälligkeit der Larve!) verbundenen Gefahren für das Leben des Individuums. Jedenfalls weisen die Holometabola die niedrigsten Häutungszahlen auf, und es erscheint als ziemlich wahrscheinlich, daß in der Puppe ebenso wie in jedem Larvenstadium der Insekten mit vollkommener Verwandlung mehrere ursprünglich durch Häutungen getrennte Perioden zusammengefaßt sind.

Zu einer ganz abweichenden Auffassung von der Natur der Insektenpuppe kam in den letzten Jahren POYARKOFF (1910, S. 333—474), auf dessen bislang nur von DEEGENER diskutierte Auslassungen hier kurz eingegangen sei. Der russische Autor meint auf Grund seiner histogenetischen Studien über die Metamorphose des Chrysomeliden *Galerucella luteola* Müll., die unsere Kenntnisse an Tatsachenmaterial außerordentlich bereichern, die Natur der Puppe als selbständiges Stadium leugnen zu müssen. »La nymphe n'existe pas pour ainsi dire« (S. 470). POYARKOFF schließt aus dem Nachweis, daß die Puppe keine spezifische Hypodermis, keine ihr eigentümliche Muskeln, Tracheen, Speicheldrüsen und Vasa Malpighi hat, daß nymphale Organe nicht existieren. Die Organsysteme der Larve wandeln sich direkt in die der

Imago um. Die Puppe der Insekten hat nie eine freie Existenz geführt. Puppe und Imago gehören eng zusammen. »L'animal muerait pour se transformer non en nymphe . . ., mais en imago« (S. 471). Die Häutung von der Puppe zur Imago ist wahrscheinlich eine Neuerwerbung — »une mue sur-ajoutée« —. Ursprünglich ging aus dem heutigen pränymphalen Stadium direkt die Imago hervor. Nicht nur die Puppe als morphologisch und physiologisch charakterisiertes Gebilde, sondern das nymphale Stadium als solches, die nymphale Zeitspanne ist eingeschoben, neuerworben, um dem Individuum Zeit zur Überbrückung der strukturellen Differenzen zwischen Larve und Imago zu geben. — So etwa dürften sich die von Poyarkoff in vorsichtiger Form ausgesprochenen Gedanken präzisieren lassen.

Dieser Bewertung der Puppe als unreifes Geschlechtstier oder als unreife Imago steht indessen das schwerwiegende Faktum entgegen, daß die Chrysalis von der Imago durch eine Häutung getrennt ist, und daß diese Häutung sich in nichts von den normalen Häutungen der Insekten unterscheidet. Wie jede typische Häutung ist der Übergang von der Puppe zur Imago mit einer Neubildung der cuticularen Körperdecke, sowie mit einer Abstoßung der Intima des Vorder- und Enddarmes und der Tracheen verbunden. Das gleiche gilt für die Häutung, die von der Larve zur Nymphe führt. Das Puppenstadium wird somit von zwei typischen Häutungen eingeschlossen. Dadurch allein schon ist es als selbständiges Stadium charakterisiert und darf nicht in seinem Verhältnis zur Imago ebenso aufgefaßt werden, wie etwa die Semipupa der Ameisen zur eigentlichen Puppe steht. Diese ist eine jugendliche Puppe und wandelt sich nach Dewitz (1878) direkt, d. h. ohne Häutung in die eigentliche Puppe um.

Poyarkoff nimmt an, daß die imaginale Häutung erst sekundär erworben ist. Nun läßt sich die Einschaltung einer Häutung nicht von vornherein als unwahrscheinlich abweisen, da accessorische Häutungen bei den niederen Insekten beobachtet sind. Sie scheinen durch operative Eingriffe künstlich herbeigeführt werden zu können. Poyarkoff irrt aber wohl, wenn er aus dem Fehlen gewisser organologischer Umwandlungen bei dem Hautwechsel der Puppe zur Imago das Sekundäre dieser Häutung folgern zu dürfen glaubt. Normale Häutungen pflegen sich im allgemeinen nicht von accessorischen zu unterscheiden. Tiefgreifende morphologische Umwandlungen sind durchaus nicht mit jeder typischen Häutung verbunden. Die Wachstumshäutungen der niederen Insekten beschränken sich teilweise fast ganz auf das Abwerfen und die Neubildung der Cuticularorgane. Niemand wird diese

Häutungen sekundär nennen wollen, weil mit ihnen keine Umwälzungen in der Muscularis und im Nervensystem verbunden sind. Wenn somit diese Wandlungen auch bei dem Übergang von der Puppe zur Imago zurücktreten, so läßt sich darin kaum ein Beweis für das Sekundäre der imaginalen Häutung finden.

Noch ein anderer Umstand spricht gegen die Auffassung des russischen Autors, nämlich das Auftreten sog. »nymphaler Organe«, d. h. solcher Bildungen, die die Puppe sowohl gegen die Larve, wie gegen die Imago auszeichnen. Die Puppe besitzt ein spezifisch differenziertes Hautkleid mit ihr eigentümlichen Haarbildungen, mit eigenen Häutungsdrüsen, zuweilen auch mit spezifischen Duftapparaten (*Dytiscus*) und besitzt nach Deegener (1911, S. 495—505) ein ihr eigentümliches Darmepithel. Poyarkoff sucht die in der Existenz dieser Organe gegen seine Auffassung sich erhebenden Einwände dadurch abzuschwächen, daß er sie als durch die neuerworbenen Häutungen bedingt hinstellt. Die sekundäre Häutung kann aber wohl kaum bedingen, daß, wie Deegener beobachtet hat, die Entwicklung nach der Ausbildung des pupalen Darmepithels bei *Cybister* eine Zeitlang ruht, daß der Puppendarm auf der erreichten Stufe eine Zeitlang beharrt und dann erst zur Ausbildung des imaginalen Darmes übergeht. Diese Ruheperiode macht es doch sehr wahrscheinlich, daß das pupale Epithel zu irgend einer Zeit einmal funktioniert hat, daß also die Puppe aus fressenden, frei beweglichen ancestralen Stadien hervorgegangen ist.

Selbst dann aber, wenn man Poyarkoff noch einen Schritt weiter entgegenkommt und die Existenz eines eigenen, ruhenden Puppendarmepithels für noch nicht sichergestellt hält, so spricht noch ein anderer Umstand sehr gegen die Auffassung des russischen Autors, daß das Imagostadium sekundär durch eine accessorische Häutung in ein nymphales und ein imaginales Stadium aufgeteilt ist. Wir meinen die gestaltliche und physiologische Verschiedenheit der Insektenpuppen, die auf ihre Phylogenie einiges Licht wirft. Wir können die Puppen der Holometabola ungezwungen in eine Reihe ordnen, die zu den Nymphen der Aphiden zurückführt. Diese Nymphe wird aber auch Poyarkoff kaum für sekundär erworben, sondern für durchaus ursprünglich ansehen, und darum ist nicht einzusehen, weshalb sich die Nymphen der höheren Insekten anders verhalten sollen.

Wir bekennen uns, solange die Hypothese Poyarkoffs nicht durch ein größeres Tatsachenmaterial gestützt ist, zu der Auffassung, daß die Puppe der Holometabola zwar in den Eigenschaften, die sie zur Nymphe stempeln, durchaus sekundär ist, daß sie

aber insofern phylogenetisch zu verstehen ist, als sie sich aus einem oder mehreren präimaginalen oder imaginiformen nichtruhenden Stadien entwickelt hat. Diese wurden zunächst infolge des Wechsels der Mundwerkzeuge unfähig zur Nahrungsaufnahme (vgl. die Puppen der Culiciden) und später durch die Metamorphose der Muskulatur mehr oder weniger unbeweglich (echte Puppen der Insekten).

Ohne auf andere Eigenschaften der Puppe (Gestalt, Beschränkung der Lokomotionsfähigkeit) hier einzugehen, sei darauf hingewiesen, daß die Einlegung des Puppenstadiums der Larve und der Imago gestattete, nun viel ungehinderter ihre eigenen Wege zu gehen als vorher. Die beiden ontogenetischen Stadien wurden unabhängiger voneinander. Sowohl bei den Imagines wie bei den Larven stieg die Zahl der ohne Nachteile für das Individuum möglichen Variationen. In dieser Möglichkeit scheint mir eine der Hauptursachen für den ungeheuren Formenreichtum der Holometabola gegenüber den Hemimetabola zu liegen. Wir zählen 10—20 mal mehr Insekten mit vollkommener als mit unvollkommener Verwandlung!

Für die Larve wird das Auftreten eines Puppenstadiums in verschiedener Hinsicht fruchtbar. Sie erlaubt ihr eine rückhaltslosere Anpassung an ihre Aufgabe möglichst intensiver Nahrungsaufnahme zur Aufstapelung von Bildungsmaterial für die Imago. Die Larve wird zu einem reinen »Wachstumsstadium«. Zunächst wird die Ausbildung aller spezifisch imaginaler Charaktere stärker retardiert als bei den Hemimetabolen. Ferner werden die für die Aufgabe der Jugendform überflüssigen und für subterrestrische und aquatile Larven sogar hinderlichen Flügel während des Larvenlebens äußerlich gar nicht mehr zur Ausbildung gebracht und mit gleichwertigen Organen nur in Form embryonaler Anlagen (»Imaginalscheiben«) verwahrt, um erst auf dem Puppenstadium sichtbar zu werden. Gleichzeitig werden andere imaginale Organe für die Zwecke der Larve umgeformt (vgl. das weiter unten über die Mandibel des *Dytiscus* Gesagte!). Bei weiterer Entfernung der larvalen von der imaginalen Lebensweise kommt es zur Ausbildung von spezifischen Larvenorganen, d. h. solcher Apparate, welche die Imago weder in dieser noch in anderer Form jemals besessen hat. Während des Puppenstadiums werden diese Neuerwerbungen wieder abgeworfen, während der larvalen Periode aber — und auch darin liegt ein bedeutsamer Unterschied gegenüber den Hemimetabolen — bleibt sich der Habitus der Jugendform im wesentlichen gleich. Die vollständige Umschmelzung des ganzen Baumaterials im Puppen-

leben erlaubt dem holometabolen Insekt diese denkbar intensivste Ausnutzung der Wachstumsperiode. Mit der Nymphose hört die Nahrungsaufnahme auf. Das »Wachstumsstadium« ist beendet. Die auf die Erhaltung der Art gerichtete Tätigkeit beginnt. Die Scheidung der beiden auf das Individuum und auf die Spezies abzielenden Perioden ist sogar zuweilen so scharf, daß die Imago ebensowenig zur Nahrungsaufnahme wie die Larve zur Fortpflanzung imstande ist. In allen Fällen ist aber das Wachstum mit dem Abschluß der larvalen Periode beendet.

Wie die Larve, so entfernt sich auch die Puppe im Laufe der fortschreitenden Entwicklung von der Ahnenform. In diesem Sinne stellen die freibeweglichen Nymphen der Neuropteren, die Pupae liberae, obtectae und coarctatae eine phylogenetische Reihe dar. Die Intensität des Umschmelzungsprozesses steigert sich, die Lokomotionsfähigkeit wird vermindert und schließlich ganz eingestellt. Immer vollkommener werden die larvalen Organe zu imaginalen umgegossen. Neuerwerbungen während des Puppenstadiums sind selten. Immerhin müssen gewisse Bildungen, wie die Dornen auf dem Prothorax der *Hydrophilus*-Larve, als nymphale Organe angesprochen werden.

Wir sind auf die Phylogenie der Insektenmetamorphose hier einleitend deshalb etwas näher eingegangen, weil gerade die Dytiscidenlarven verschiedentlich zu descendenztheoretischen Spekulationen herangezogen sind. Man glaubte, in ihnen den *Campodea*-Charakter der hypothetischen Urform der Insekten im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes wiederholt zu sehen. Nun dürfte aus dem Gesagten indessen hervorgehen, daß uns das Studium der Jugendformen unserer Holometabolen nicht nur niemals retrospectiv über die Reihen der Insekten hinaus in der Geschichte des Organischen rückwärts führen kann, sondern daß die Larventypen auch zur Aufdeckung der verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Insektengruppen untereinander verhältnismäßig wenig beitragen können. Bei der fortschreitenden Entwicklung entfernten sich nicht nur die Imagines, sondern auch die Larven von der Stammform. Bei der starken Anpassungsfähigkeit der Larven kann also der Fall eintreten, daß bei zwei von einer Urform abzuleitenden Spezies schließlich die Jugendformen mehr trennende Charaktere aufweisen, als die Imagines. Als Beispiel unter den Käfern seien die Genera *Omophron* (Fig. 1) und *Haliplus* (Fig. 2) angeführt. Sie vertreten zwei im System einander nahestehende Familien. Die Imagines besitzen auch unverkennbar verwandte Züge, die Larven (siehe Fig. 3 und 4) sind aber differenter als irgend zwei andere adephage Jugendformen. Es läßt sich von vornherein erwarten, daß die Differenz

von der Stammform um so bedeutender sein wird, je mehr die Larve in den Lebensgewohnheiten von dieser abweicht. Wenn andererseits zwei Insektenlarven einen ähnlichen Habitus besitzen, so wird man daraus nur sehr vorsichtig auf verwandtschaftliche Beziehungen schließen. Man wird nie vergessen dürfen, daß bei der großen Anpassungsfähigkeit der Insektenlarven leicht durch Konvergenz ähnliche Jugendformen geschaffen werden können. Wir brauchen nur an die raupenähnliche Gestalt mancher Blattwespen zu erinnern, oder an extremitätenlose Maden der Coleopteren, die niemand bestimmen werden, die Hymenopteren von den Lepidopteren und die Coleopteren von den Hymenopteren abzuleiten. Es soll hier nun ganz dahingestellt bleiben, ob man wirklich die Insekten von campodeoiden Urformen abzuleiten hat oder ob man sich den Auffassungen HANDLIRSCHS (1904) und anderer (vgl. BÖRNER) anschließen muß — der campodeoide Charakter der *Dytiscus*-Larve ist so oberflächlicher Natur, daß man es hier sicherlich mit sekundären Neuerwerbungen zu tun hat. Aufgabe des morphologischen Abschnitts der vorliegenden Untersuchung ist es, dafür im einzelnen den Beweis zu erbringen. Hier sei nur kurz eine Überlegung angestellt, die unseres Erachtens allein genügt, die Auffassung von der Primitivität des Baues dieser Larve zu erschüttern.



Fig. 1.
Omophron limbatus Fbr. Nach REITTER.

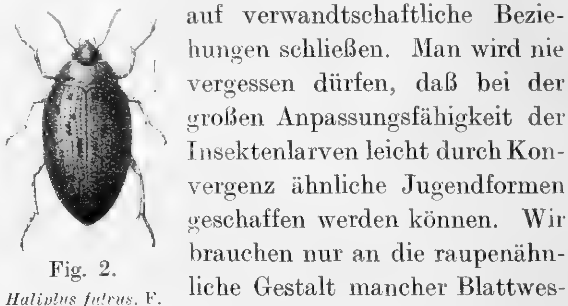


Fig. 2.
Haliplus fulvus. F. Nach REITTER.

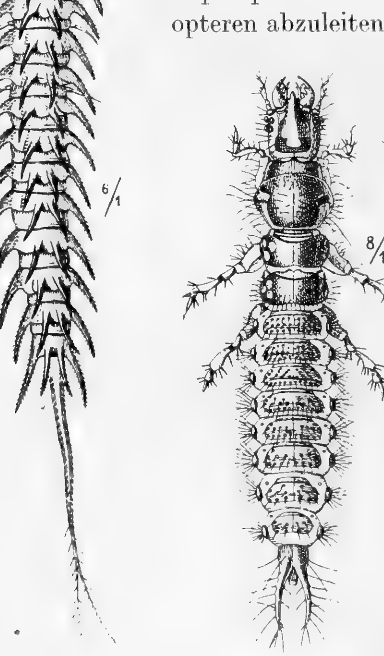


Fig. 4.
Larve v. *Haliplus fulvus* F. Nach REITTER.

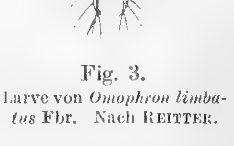


Fig. 3.
Larve von *Omophron limbatus* Fbr. Nach REITTER.

Wenn wirklich die Stammesgeschichte der Larven in ihrem Bau zum Ausdruck kommt, dann müssen die Dytiscidenlarven in erster Linie den Carabiden als ihren nächsten Verwandten und Vorfahren gleichen (vgl. HANDLIRSCH 1908 und BLUNCK 1913). Das ist indessen durchaus nicht der Fall. Man vergleiche z. B. die Jugendform irgend eines Dytisciden (Fig. 5) mit der Larve von *Omophron* (Fig. 3), der unter allen Carabiden den Dytisciden am nächsten steht. Die meisten Larven der Staphyliniden gleichen den Carabiden viel mehr als irgend eine Dytiscidenlarve! Man sieht, daß in allererster Linie die Lebensweise die Gestalt der Larven bestimmt. Staphyliniden und Carabiden stehen sich im System sehr fern, weisen aber ökologisch viele verwandte Züge auf. Die Dytisciden sind durch zahlreiche Zwischenstufen mit den Carabiden verbunden, leben aber im Wasser und haben sich dementsprechend auch morphologisch angepaßt. Man kann sogar soweit gehen zu sagen, daß die Imagines der Dytisciden mehr primitive Charaktere bewahrt haben, als ihre Larven (Mundwerkzeuge, Tracheensystem). Aus dem Bau der Larven würden wir niemals die Beziehung zwischen Dytisciden und Carabiden erschließen können. Wenn somit die Dytiscidenlarve überhaupt primitive Charaktere aufzuweisen hat, so sind diese erst sekundär oder tertiär rückerworben. Über die Stammesgeschichte der Insekten sagt der Bau der *Dytiscus*-Larve gar nichts aus. Sie wird erst für deszendenztheoretische Probleme fruchtbar, wenn ihre phylogenetische Stellung klargestellt ist. Dann aber bildet sie eines unserer besten Studienobjekte für den gestaltenden Einfluß der Umwelt. Es ist kaum ein intensiverer Milieuwechsel denkbar als der Übergang vom Land- und Luft- zum Wasserleben. Überall ist dieser Schritt mit tiefgreifenden morphologischen Umwälzungen verbunden.

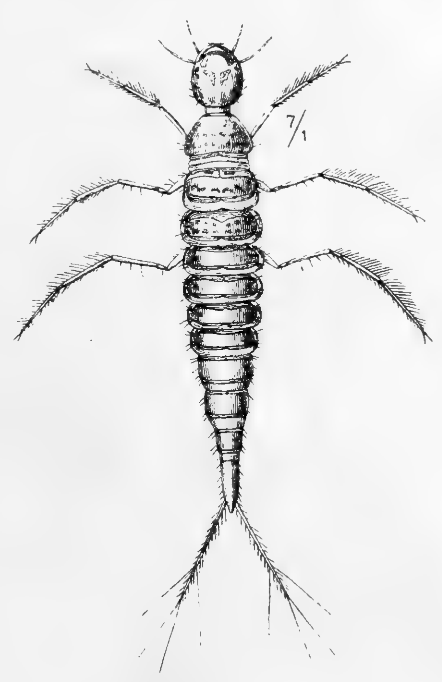


Fig. 5.
Larve von *Laccophilus hyalinus* Degeer. Nach REITTER.

So ist auch die *Dytiscus*-Larve ein vorzügliches Beispiel für sekundäre Anpassung und wird uns in dieser Hinsicht besonders wertvoll, weil wir in den, den Lebensgewohnheiten der Ahnen treu gebliebenen Carabidenlarven die Ausgangspunkte der Umwandlung noch heute recent vor uns sehen. Unmittelbarer und reiner als sonst tritt uns somit hier die formwandelnde Macht der Umgebung entgegen. Von der Feststellung des Angepaßtseins dringen wir vor zum Werden der Anpassung, vom Resultat des Prozesses zum Prozeß selbst. Nicht als Ahnenform, sondern als Neuerwerbung verdient die Larve der Dytisciden unser deszendenztheoretisches Interesse, und auf diesen Gesichtspunkt ist bei der sich hier anschließenden Darstellung der Morphologie besonders Rücksicht genommen.

B. Historisches [1].

Der *Dytiscus*-Larve wird in der Literatur zuerst 1555 von RONDELET Erwähnung getan (vgl. BLUNCK 1913, S. 4), der das Tier in der naiven Darstellungsweise der damaligen Zeit beschreibt und abbildet (reproduziert bei BLUNCK 1913, S. 5 Fig. B). Die erste wissenschaftliche Untersuchung nahm 100 Jahre später SWAMMERDAM (1669) vor. Er konnte trotz der primitiven Hilfsmittel, die ihm zu Gebote standen, in seiner berühmten »Bibel der Natur« die bemerkenswertesten Züge aus der Morphologie und Biologie des Tieres seiner Leserwelt zugänglich machen. Wiederum fast 100 Jahre später (1749) zog RÖSEL VON ROSENHOF den ersten Gelbrandkäfer im Aquarium auf und bestätigte damit SWAMMERDAMS Vermutung über die systematische Stellung des »Pfriem- oder Mordwurms«, der den ältesten Systematikern manches Rätsel aufgegeben hatte und bald als *Squilla fluviatilis* zu den Krebsen, bald als *Lacerta* zu den Kriechtieren gestellt war. In seinen »Insektenbelustigungen« hat uns RÖSEL einen Aufsatz über die Metamorphose der Dytisciden hinterlassen, der an Anschaulichkeit mit den entomologischen Tagebuchberichten eines FABRE wetteifern kann. Die beigegebenen kolorierten Tafeln sind kleine Kunstwerke und geben von der Lebensweise und der Entwicklung der Jugendstadien unseres Gelbrands ein besseres Bild als alle späteren Versuche der Autoren in dieser Richtung.

Um die weitere Förderung unserer Kenntnisse von den Jugendformen der Dytisciden haben sich in erster Linie dänische Entomologen bemüht. SCHIÖDTE (1840 und 1864) charakterisierte die systematischen

[1] Eingehender als hier ist auf die Literatur über die Metamorphose in meiner Arbeit: »Beiträge zur Naturgeschichte des *Dytiscus marginalis* L. I. Teil, Historisches, 1913, eingegangen.

Eigentümlichkeiten der Gelbrandlarve. Seine Abbildungen (1864 Taf. III Fig. 6—14) genügen allen modernen Anforderungen in systematischer Richtung, und es ist nur zu bedauern, daß sie in den Arbeiten neuerer Autoren durch ungleichwertige Zeichnungen ersetzt werden. Meinert (1879—1880 und 1883) machte sich das Studium der larvalen Mundwerkzeuge zur speziellen Aufgabe. Seine Darstellung der Nahrungsaufnahme wird durch Burgess (1881) glücklich ergänzt und durch gute Abbildungen anschaulicher gestaltet. 1901 vermittelte Meinert in seiner Monographie der »Vandkalvelaverne«, die unter den systematischen Arbeiten über Insektenlarven trotz einiger Ungenauigkeiten mit an erster Stelle steht, die Kenntnis der Jugendstadien einiger seltener Spezies von *Dytiscus* (*circumflexus* Fabr., *circumcinctus* Ahr. und *dimidiatus* Bergstr.), die sich von der bis dahin allein bekannten *marginalis*-Larve zum Teil nur schwierig unterscheiden lassen. Die von Meinert als *latissimus* L. beschriebene Larve wurde später als die Jugendform von *semisulcatus* Müller (= *punctulatus* Fabr.) erkannt. Die Jugendstände unseres größten Dytisciden sind noch immer nicht aufgefunden, während die Larve der zweiten deutschen noch ausstehenden Form, *Dytiscus lapponicus* Gyllh. wiederholt gefangen (vgl. Balfour-Browne 1911 und 1913) aber bislang nicht näher charakterisiert ist. Ganz kürzlich (1913) machte uns Balfour-Browne mit der vollständigen Entwicklungsgeschichte dieser in Deutschland sehr seltenen Form bekannt. Leider sind der Arbeit keine Abbildungen beigegeben. Wesenberg-Lund widmet in seinen »Biologischen Studien über Dytisciden« (1912) auch dem Gelbrand seine Aufmerksamkeit und teilt einen reichen Schatz an eigenen Beobachtungen über die Metamorphose dieser und der verwandten Formen mit.

Umfassendere Arbeiten über die Entwicklung von *Dytiscus* liegen bislang nicht vor — die kleinen, z. T. recht gediegenen Gelegenheitsaufsätze von Herrmann (1902), Bade (1900 u. 1902), Ulmer (1903), Haupt (1905), Burgess-Sopp (1905), Reuss (1906) und anderer Autoren werden weiter unten im Text ihre Berücksichtigung finden — dagegen haben einzelne Kapitel aus der Larvenphysiologie und aus der Anatomie in den letzten Jahren ausgedehnte Arbeiten ausgelöst. Rungius studierte Morphologie und Histologie des Darmtractus (1910 u. 1911), Alt (1912) das Respirationssystem und Günther (1912) die Sehorgane. Die drei genannten Arbeiten wurden auf Anregung von Professor Korschelt im zoologischen Institut in Marburg angefertigt und stellen anatomische Fragen in den Vordergrund. Die französischen Arbeiten von Portier und Brocher zielen auf physiologische Probleme ab.

Portier (1911 und 1912) nahm Nagels (1894) Experimente über die Physiologie des Verdauungsapparates wieder auf und bearbeitete gleichzeitig sehr eingehend den Atmungsprozeß. Brocher (1910) behandelte die Beziehungen der capillaren Erscheinungen zum Tierleben des Süßwassers und widmete dabei auch den Dytiscidenlarven ein Kapitel. Unter den morphologisch-anatomischen Hauptaufgaben fehlt uns bislang noch eine Bearbeitung des Skeletts, der Muskulatur, des Nervensystems, des Blutgefäßsystems, der Leibeshöhle einschließlich Corpus adiposum und verwandter Gewebe. Auch die Organe der niederen Sinne harren noch des Studiums. Unsere, vornehmlich biologische Ziele verfolgende Arbeit streift diese Aufgaben nur gelegentlich; sie sind uns Mittel zum Zweck. Dagegen soll die Gestalt der Larve als zum Verständnis der Lebensgewohnheiten des Tieres unerläßlich hier eine eingehende Darstellung erfahren.

C. Die Gestalt der Larve von Dytiscus marginalis L.

Der allgemeine Habitus einer Dytiscuslarve bleibt sich während der ganzen Dauer der larvalen Periode im wesentlichen gleich (vgl. Fig. 57a, b, c). Im einzelnen erfährt das Tier während des Larvenlebens indessen allerlei Umformungen derart, daß man die drei durch Häutungen voneinander abgegrenzten Larvenstadien nicht nur nach den Dimensionen des Körpers, sondern auch nach baulichen Eigentümlichkeiten charakterisieren kann. Da die für die Kennzeichnung der Arten wichtigen Charaktere fast ausnahmslos erst ziemlich spät in der Metamorphose auftreten, da ferner manche Eigenarten im Habitus sich an der erwachsenen Larve anschaulicher demonstrieren lassen, als bei den jungen Tieren, ist der nachstehenden Darstellung das dritte larvale Stadium zugrunde gelegt worden. Die Kennzeichen der jüngeren Formen finden im Anschluß daran ihre Behandlung.

I. Die erwachsene Larve (drittes larvales Stadium).

α. Allgemeiner Habitus.

Die erwachsene Larve besitzt die für die Dytisciden charakteristische langgestreckte Spindelform (Fig. 6—9 und 57c). Der spatelförmige Kopf ist durch eine halsförmige Einschnürung gegen den Thorax abgesetzt. Dieser geht unmerklich in das Abdomen über.

Die Larve erreicht die stattliche Länge von 5—6 cm und übertrifft somit beträchtlich die Imago (3,4 cm). 53—55 mm, gemessen vom vorderen Stirnrand bis zum After, dürfte die Durchschnittslänge normal genährter verpuppungsreifer Individuen sein (vgl. Fig. 57c, die

eine erwachsene Larve in Atemstellung wiedergibt). Selten sah ich dieses Maß auf 47 mm hinuntergehen oder auf 60 mm steigen. Bei einem konservierten Exemplar mit stark gespannten Gelenkhäuten wurde die Gesamtlänge auf 65 mm festgestellt. HERRMANN (1902 S. 12) berichtet von 10 cm haltenden Larven, doch dürfte es sich dabei meines Erachtens um tote Individuen mit unnatürlich stark ausgespannten Gelenkhäuten handeln. Bei einer Durchschnittslarve kommen auf den Kopf 7,2 (7,6)[1], auf den Prothorax 6,8–7 (7,6) mm, auf den Meso- und Metathorax zusammengenommen genähert ebensoviel (8,7 mm) und auf das Abdomen 34 (43,6) mm.

Die größte Leibesbreite (vgl. Fig. 6, 7, 9) fällt in das zweite bis vierte Abdominalsegment

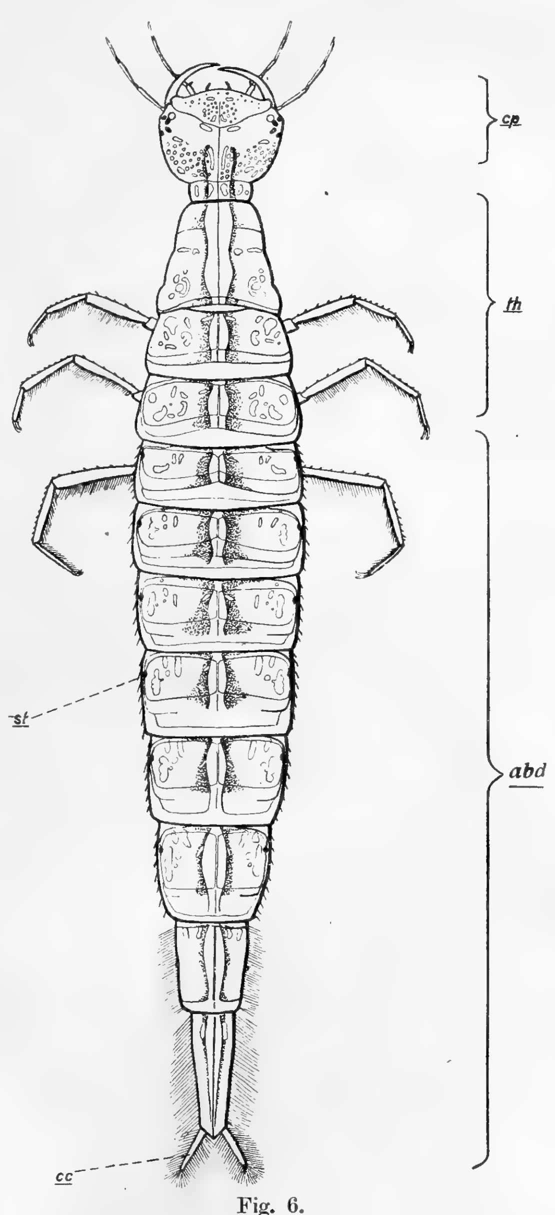


Fig. 6.
Aufsichtsbild einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. zur Illustrierung der Körperzeichnung. *cp*, Kopf (caput); *th*, Brust (thorax); *abd*, Hinterleib (abdomen); *st*, Stigma; *cc*, Cerci. Vergr. 3mal.

[1] Die in Klammern gesetzten Zahlen bezeichnen hier und weiter unten die von SCHIÖDTE (1840, S. 304—308) mitgeteilten Werte. Zoll und Linien wurden zur Erleichterung des Vergleichs in Millimeter umgerechnet. SCHIÖDTES Zahlen sind meinen mit MEINERTS (1901) übereinstimmenden Angaben nach etwas zu hoch gegriffen.

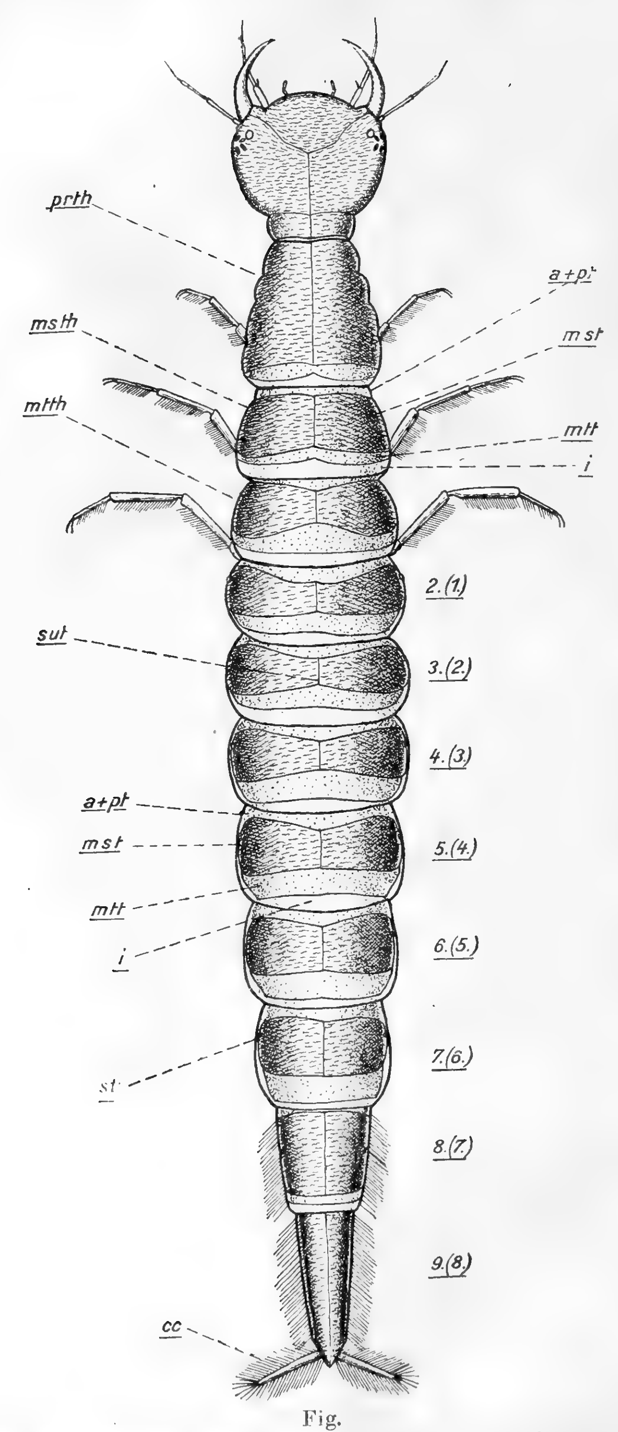


Fig.

Aufsichtsbild einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. *prth*, Prothorax; *msth*, Mesothorax; *mtth*, Metathorax; 2. (1.) bis 9. (8.), 2. bis 9. abdominales Segment; *a + pt*, Acro + Protergit; *mst*, Mesotergit; *mtt*, Metatergit; *i*, Intersegmentalhaut; *sut*, Sutura metopica; *cc*, Cerci. Vergr. 3mal.

und ist auf 8—9 (9,8) mm (Imago: 15—18 mm) anzugeben. Von hier aus verjüngt sich der Körper in beiden Richtungen, stärker nach hinten zu, so daß die Leibesspitze nur gut $1\frac{1}{2}$ mm (2,2 mm) hält, schwächer nach vorn bis zum Vorderrand des Prothorax, der 4 (mehr als 4,4) mm breit ist. Der nach beiden Seiten breit ausladende Kopf mißt über den Augen als seiner breitesten Stelle 7 (8,3) mm.

Die größte Höhe des Tieres fällt mit der breitesten Partie des Hinterleibes zusammen (vgl. Fig. 8), nicht in den Thorax, wie bei SCHIÖDTE zu lesen ist. Sie beträgt bei gut genährten Tieren 6 mm. Von der Mitte des Leibes ab fällt die Körperhöhe in beiden Richtungen gleichmäßig. Nach Messungen an einer größeren Individuenzahl hält die Leibesspitze im Mittel 1,6 (mehr als 1,6) mm, der Prothorax an der Basis 5,2 (etwa 6,5) mm, an der Spitze 4 (3,3) mm, der Hals 3,8 (2,9) mm, das Hinterhaupt 3,1 (2,7) mm. Vorne läuft der Kopf schaufelförmig aus und endet in einer scharfen Kante (Fig. 8 u. 9).

Über Färbung und

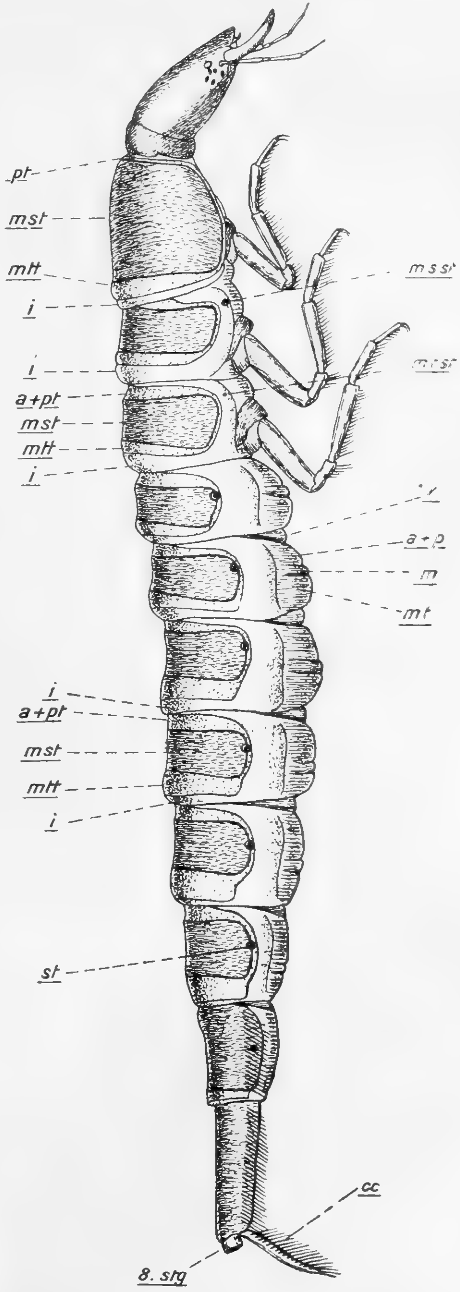


Fig. 8. Erwachsene Larve von *Dytiscus marginalis* L., von der Seite gesehen. *pt*, Protergit; *a + p*, Acro + Prosternit; *m*, Mesosternit; *mt*, Metasternit; *v*, morphologisch nicht sicher gestellte Region; *msst*, Stigma des Mesothorax; *mtst*, Stigma des Metathorax; 8. *stg*, achtes abdominales Stigma. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 7. Vergr. 3mal.

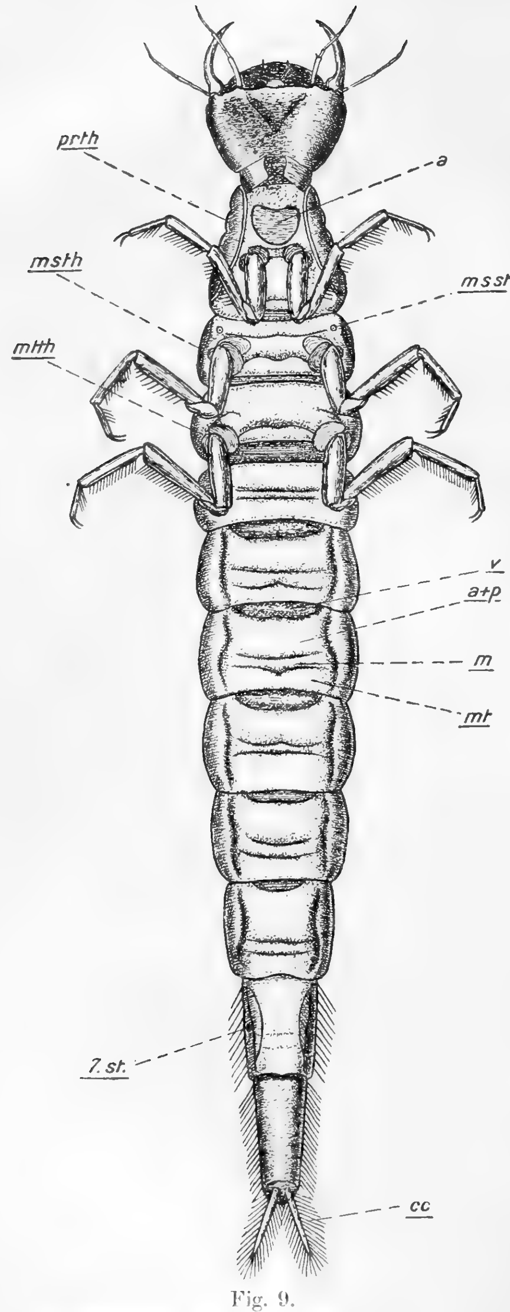


Fig. 9.

Erwachsene Larve von *Dytiscus marginalis* L., von unten gesehen. *a*, Acrosternit; 7. *st.*, siebentes abdominales Stigma; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 7 und 8. Vergr. 3mal.

Zeichnung der Larven sei folgendes bemerkt. Alle häutigen Teile erscheinen weiß mit schwach gelblichem Ton, die Gelenkhäute z. T. reinweiß, zwischen den Rückenschildern leicht gebräunt; die Unterseite des Kopfes und des letzten Segments, Fühler, Maxillen, Unterlippe, Acrosternit des Prothorax, Beine und Cerci gelbbraun, an der Spitze alle Glieder etwas dunkler, besonders die distalen; die Krallen und die Mandibeln dunkelbraun mit rötlichem Ton, letztere besonders an der Spitze; ein Fleck zwischen den Trochantini und Epimeren, ein weiterer außen an der Basis der Coxae, sowie der Hof der ersten 8 Stigmenpaare fast schwarz; Augen schwarz. Die Oberseite des Körpers trägt auf dunklerem oder hellerem glänzend-kaffeebraunen Grund eine den ganzen Leib entlangziehende breite, gelbbraune Mittellinie, die von dunkelkastanienbraunen Bändern eingefaßt wird, und durch Verschmälerung an den Segmentgrenzen gegliedert erscheint (s. Fig. 6). Diese Bänder, die auf der Stirn und im 8. Segment schwin-

den, sind gegen den hellen Mittelstreif scharf abgesetzt und verlieren sich nach den Seiten zu allmählich. Die sechs letzten Leibesringe weisen zuweilen in der hellen Mittellinie und den benachbarten Partien ganz unregelmäßige und auffallende, rostrote Flecke auf, die möglicherweise pathologischer Art sind. Die Mitte der Präfrons, deutlicher das Hinterhaupt und die Schläfen, sind mit zahlreichen kleinen, in Form und Zahl nicht genau begrenzten gelbbraunen Tropfmakeln bedeckt (vgl. Fig. 6). Ähnliche Flecke, aber weniger zahlreich, bedeutend größer und ziemlich unregelmäßig gestaltet, finden sich auf den Seiten aller folgenden Segmente, vorn zahlreicher als hinten. Jeder Fleck ist weiter durch die strahlige Struktur des von ihm bedeckten Chitinfeldes charakterisiert. Im allgemeinen sollen bei den Käfern dunkle Flecke auf hellem Grund stark chitinisiert sein und den Ansatzstellen von Muskeln entsprechen. Im vorliegenden Fall scheint sich diese Regel nicht zu bestätigen. Für die ausdrucksvolle Zeichnung der *Dytiscus*-Larve, die sich vorteilhaft abhebt von der einförmigen Färbung des Gros der Käferlarven, fehlt vorläufig die Erklärung.

Trotz der geringen Sonderung zwischen Brust und Hinterleib halten wir bei der Betrachtungsweise aus Gründen der Zweckmäßigkeit an der üblichen Einteilung nach

Kopf (caput), Brust (thorax) und Hinterleib (abdomen) fest.

β. **Der Kopf (caput).**
(Fig. 10—34.)

Der vorgestreckt getragene Kopf der Larve zeichnet sich durch ansehnliche Größe aus. Er ist dorso-ventral stark abgeplattet, hinten höher als vorn, läuft im Stirnrand (Fig. 10, 11 und 12) in eine scharfe Kante aus, ist etwas breiter als der Prothorax und kann im ganzen als spatelförmig bezeichnet werden. Die Seitenkanten sind fast parallel (siehe Fig. 10 und 11) und konvergieren bis zu den breit abgerundeten Schläfen wenig. Hinter diesen ist der Kopf durch eine Cervicalfurche *z* (Fig. 10, 11, 12) zur Bildung eines Halsabschnittes eingeschnürt, der etwa dem Spatelstiel zu vergleichen wäre.

Nach unserer heutigen Auffassung baut sich der Insektenkopf aus 6 bzw. 7 Segmenten und ihren Anhängen auf, je nachdem, ob ein besonderes Maxillularsegment vorhanden ist oder nicht. Es wäre natürlich wünschenswert, auch den Kopf der *Dytiscus*-Larve hier in diese Segmente aufzulösen und sie dann im einzelnen zu studieren. Wenn dieser Weg indessen schon bei der Imago auf Schwierigkeiten stößt, weil die

Segmentgrenzen durch sekundäre Umlagerungen und Verschmelzungen sich verwischen, so ist er bei der Larve noch viel gewagter, weil bei ihr, wie wir sehen werden, die Verhältnisse noch viel komplizierter liegen, als beim Käfer. Wir werden daher zwar versuchen, die Skeletteile des Larvenkopfes mit denen der Imago zu homologisieren, und werden gelegentlich die hypothetische segmentale Zugehörigkeit streifen, wollen aber nicht ihren morphologischen Wert unserer Beschreibung zugrunde legen, sondern bei der Disposition der faktischen Lagebeziehung der cephalen Skelettelemente folgen. Wir gehen davon aus, daß ein Teil dieser Elemente zur Bildung einer Kapsel, dem Cranium, zusammengeschlossen ist und daß die übrigen als Anhänge an diese Kapsel fungieren. Wir studieren also zuerst von hinten nach vorn fortschreitend die Schädelkapsel einschließlich ihrer Sinnesorgane, dann die Fühler und schließlich die Mundteile. Die wenigen endoskelettalen Bildungen kommen bei den Teilen des Exoskeletts zur Erwähnung, denen sie aufsitzen.

1. Die Kopfkapsel.

Der Hals (s. Fig. 6—12) bildet ein kurzes, nach hinten zu etwas verengtes, zylindrisches, stark chitinisiertes Rohr, das in seinem ventralen Teil etwas nach vorn gezogen erscheint. Hier ist der Chitinring wegen einer dazwischenliegenden tiefen, runden und weichhäutigen Grube nicht ganz geschlossen (s. Fig. 11). Der Hinterrand des Halses ist scharf abgesetzt und springt dorsal wenig, ventral stark nach vorn ein. In dem hier gebildeten Winkel liegen zwei kleine, kurze, nach hinten etwas divergierende Chitinstäbchen, die Jugulae oder Kehlstäbchen. Die ganze Halspartie kann in den Prothorax versenkt werden und bildet physiologisch einen wichtigen Bestandteil des Kopf und Thorax verbindenden Gelenks. Morphologisch ist die eigentümliche und auf die Dytisciden-, Staphyliniden- und einige andere Coleopterenlarven beschränkte Bildung nach Berlese (1909 S. 100—101) als das 5. und 6. Kopfsegment aufzufassen, und auch Everts (1905 Suppl., S. 112) möchte sie zu der von ihr abgetrennten und nach vorn geschobenen Unterlippe rechnen. Das eigentliche Halsrohr wäre als das 5., sein schmal abgesetzter Hinterrand als sechstes, das Foramen occipitale begrenzende Segment aufzufassen. Rechnet man wie Börner (1914, S. 691) bei den Hexapoden mit 7 Kopfsegmenten, so würde man im Larvenhals anstatt des 5. und 6. folgerichtig das 6. und 7. Segment zu suchen haben.

Jedenfalls ist der Hals der *Dytiscus*-Larve unbedingt dem Kopf und nicht dem Thorax zuzurechnen. Ein »Mikrothorax« im Sinne von Verhoeff, d. h. ein zwischen Praethorax und Kopf sich einschiebendes

praethoracales Segment ist bei *Dytiscus* weder im imaginalen noch im Jugendzustand vorhanden. Man könnte versucht sein, die beiden

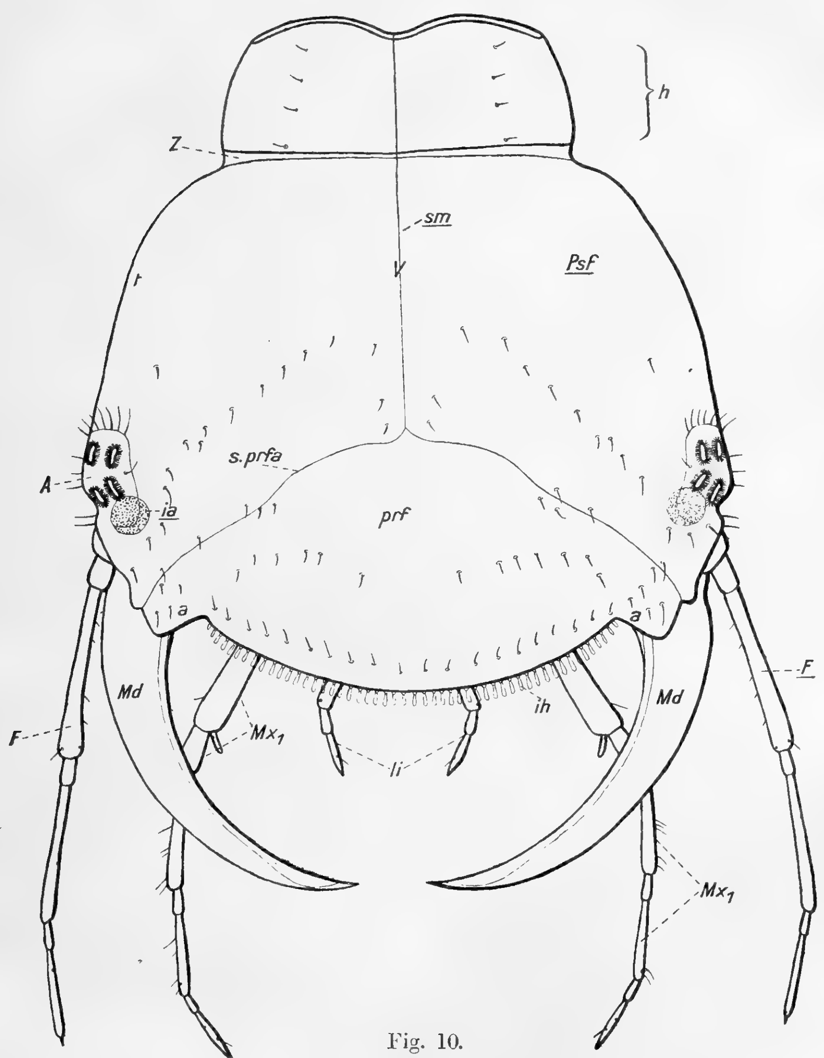


Fig. 10.

Kopf einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L., von oben gesehen. *h*, Hals; *z*, Cervikalfurche; *t*, Schläfe (tempus); *v*, Scheitel (vertex); *sm*, Sutura metopica; *Psf*, Postfrons; *prf*, Praefrons; *s.prfa*, Sutura praefronteantennalis; *A*, Augenfeld; *ia*, Augenfleck; *a*, Stirnecken; *F*, Fühler (antenna); *Md*, Oberkiefer (mandibula); Mx_1, erste Maxillen (Unterkiefer); *li*, Taster der Unterlippe (palpi labialis); *ih*, ruderförmige Stirnrandhaare. Vergr. 12mal.

Jugularstückchen als die Rudimente eines Mikrothorax zu deuten, nach Berlese (1909 S. 169ff.) lassen sich die »pezzi jugulari« aber, wenn sie überhaupt auftreten, stets als Apophysen des Prothorax oder des Kopfes,

niemals als selbständige Segmente deuten. Die Theorie des Mikrothorax scheint dadurch überhaupt stark an Wahrscheinlichkeit zu verlieren.

An den Hals schließt sich nach vorn zu die eigentliche Schädelkapsel, das Epicranium an. Dieses wird dorsal durch eine über den Mandibeln entspringende, in nach vorn offenem Bogen gezogene Naht, die Sutura praefronte-antennalis (Fig. 10 u. 12 *s.prfa*)[1], in eine präfrontale und eine postfrontale Region aufgeteilt.

Die Postfrons (Fig. 10 u. 12, *psf*) wird von den beiden im Scheitel *v* (Fig. 10 u. 12) durch die Sutura metopica (Fig. 10 u. 12, *s.m*) zusammengeschweißten Hälften des Epicraniums gebildet, das morphologisch nach Berlese als Verschmelzungsprodukt des ersten, zweiten, dritten und vierten Kopfsegments aufzufassen ist. Bei der Häutung spaltet der Kopf in der Sutura metopica und gleichzeitig in der Sutura praefronte-antennalis auf, so daß sich die Epicraniumhälften leicht isolieren lassen. Sie bilden die ganzen hinteren Kopfpartien bis zum Halse, dringen seitlich bis zum Vorderrand des Kopfes vor, umgreifen von drei Seiten das querübergestreckte Frontalschild (Fig. 10 u. 12 *prf*) und beziehen also die Augen- und Antennalregionen, sowie die Einlenkungsstelle der Mandibeln noch in sich ein.

Chitinanhänge der postfrontalen Region. Die hinteren Regionen des Epicraniums sind kahl, vorn stehen regelmäßig angeordnet, einzeln oder zu Gruppen vereinigt (s. Fig. 10), mehrere lange und kräftige Borsten, die in großen, flachen Gruben eingelenkt sind. Besonders scharf ausgeprägt ist ein hinter den Augen nach unten und vorn ziehender Borstenbogen (s. Fig. 10). Nicht zu verwechseln mit diesen Grubenhaaren sind über das ganze Gebiet verstreute und etwas versteckt stehende winzige Borsten.

Die Praefrons wird von einem einheitlichen, querübergestreckten und verhältnismäßig schmalen Chitinschild (Fig. 10 u. 12, *prf*) gebildet. Eine zuweilen auftretende, das Frontalschild querteilende zarte Sutur (s. Fig. 12) deutet auf eine ursprüngliche Gliederung der Praefrons hin. Wir sprechen aus unten näher zu bringenden Gründen den vorderen Abschnitt als Clypeus (Fig. 12, *cl*), den hinteren als Frons an. Berlese gibt an, daß bei der *Dytiscus*-Larve sich die Sutura metopica ausnahmsweise bis in die Stirn hinein fortsetzen kann, daß sie hier mit einer schwach leistenförmigen Erhebung des Endoskeletts korrespondiert, und

[1] Zur Terminologie sei bemerkt, daß in der Regel die Bezeichnungen Berleses (1909) zur Anwendung kommen. Wo der italienische Autor eine Sonderstellung einnimmt, ist dies zum Ausdruck gebracht.

daß diese Naht auf die Verschmelzung der Frons aus zwei ursprünglich getrennten Halbseiten hindeutet.

Hinten wird die Praefrons durch die Sutura praefronte-antennalis, vorn durch den leicht konvex vorgebuchteten Stirnrand begrenzt. An den Seiten springen zwei kräftig entwickelte Zacken, die anguli frontales SCHIÖDTES (= Mandibularsclerite, BÖVING) vor (Fig. 10, *a*).

Chitinanhänge der Praefrons. Der Vorderrand des Clypeus ist in seinem ganzen Verlauf in zwei bis dreifacher Reihe kammartig mit sehr auffallenden und großen Haarbildungen besetzt (Fig. 10 *ih*, Fig. 12 u. Fig. 13 *b.str*). Über Bau und Funktion dieser Organe er-

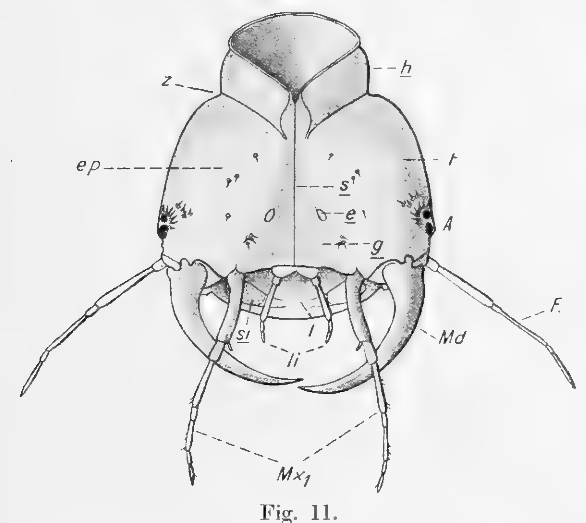


Fig. 11.

Kopfkapsel einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L., von unten gesehen. *ep*, Epicranium; *g*, Kehle (gula); *s*, ventrale Längssutur der Schädelkapsel; *e*, Insertionspunkte des Tentoriums; *si*, Drüsenfeld der Oberlippe *l*. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 10. Vergr. 5mal.

mittelte ich das Folgende. Jedes Haar ist dorso-ventral abgeplattet, distal nach beiden Seiten fast flügelartig ausgezogen (Fig. 13a), also ruderförmig, und nahezu massiv. Auf dem Sagittalschnitt Fig. 13b erkennt man im Zentrum der Borste einen sehr engen Kanal, der indessen weder die Basis noch die Spitze der cuticularen Bildung zu erreichen scheint. Eingelenkt ist jedes Haar in einer schüsselartigen Grube, deren Boden sich kuppelförmig der Haarbasis entgegenwölbt (s. Fig. 13a und b). Während die Grubenwand sich in $^3/_4$ ihres Umkreises wenig über das Chitin der Umgebung erhebt, springt sie auf der Dorsalseite wallartig auf und erscheint im Längsschnitt (Fig. 13b, *hz*) als eine zapfenähnliche Bildung, die sich über die Basis des Haares legt. Dadurch wird die Bewegungsfreiheit der in der Grube eingelenkten Stirnrandborste

stark eingeengt. Sie kann zwar einem von oben kommenden Druck nach unten hin ausweichen, nicht aber umgekehrt einer Kraft, die sie von unten nach oben drückt. Der dorsale Grubenwall wirkt wie ein Hemmschuh, und darin liegt ein Hinweis auf die Funktion der eigentümlichen Haargebilde, die in dieser Form sonst nirgends am Larvenkörper auftreten. Die nach unten und vorn gerichteten Borsten könnten als Widerhaken auf die von den Mandibeln gegen den Stirnrand gedrückte Beute wirken, also das Festhalten derselben erleichtern. Sie wären funktionell also etwa den Zähnen des Haies und der Schlangen zu vergleichen. Ob sie außerdem noch Sinnesfunktion besitzen, ist zweifelhaft. Vermutlich dienen sie nicht in letzter Linie als Tast- oder Gleichgewichtsorgane, sicherlich aber nicht dem chemischen Sinn.

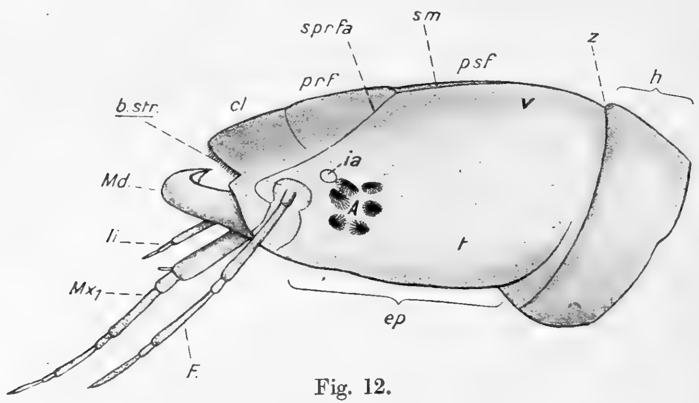


Fig. 12.

Seitenansicht der Kopfkapsel einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. *cl*, Clypeus; *b.str*, ruderförmige Stirnrandborsten. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 5. Vergr. 8mal.

Das dicke Chitin gestattet nirgends Duft- und Geschmacksstoffen den Durchtritt. Eine Untersuchung des nervösen Apparats nahm ich nicht vor.

Ich bemerke, daß sich ähnliche ruderförmige Haare wie bei der erwachsenen Larve auch bei den jungen Stadien finden, die ruderförmige Abplattung an der Spitze ist hier aber geringer und die Haare nähern sich mehr oder weniger den über den ganzen Körper der Larve und Imago verstreuten typischen Tastborsten (»Sinnesborsten«, »Sinneshaare«, Hochreuther 1912, S. 10—28). Das gleiche gilt übrigens bei der erwachsenen Larve für die am weitesten von der Mitte der Stirn entfernten Randborsten.

Stirnrandhaare, wie sie hier beschrieben wurden, finden sich bei allen Species des Genus *Dytiscus* und bei den meisten übrigen Dytisciden. Bei *Acilius* ist der dorsale Hemmwall fast noch besser ausgebildet als bei *Dytiscus*. Bei *Hydaticus* scheint nach den Abbildungen

Meinerts (1901, Taf. V, Fig. 109 u. 110) zu urteilen, die ruderförmige Gestalt ganz besonders typisch ausgeprägt zu sein. Bei den Carabiden suchte ich die beschriebenen Gebilde vergeblich, dagegen scheinen sie nach Nagel (1894) sich an den Fühlerhaaren von *Perla* und *Chloroperla* wiederzufinden.

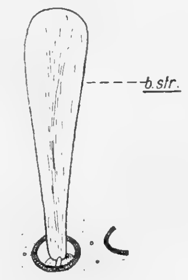


Fig. 13*a*.
Ruderförmiges Haar (*b.str*) vom Stirnrand einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. Stark vergrößert.

Die übrigen über die Vorderstirn der *Dytiscus*-Larve verstreuten Hautsinnesorgane (s. Fig. 10) bieten keine Besonderheiten. Wir finden hinter den Widerhaken des Stirnrandes in einer weitläufigen Reihe und weiter zurück mitten auf der Praefrons einige in Zahl und Stellung ziemlich konstante Tasthaare, außerdem neben und zwischen ihnen zahlreiche über das ganze Gebiet verteilte kurze Borsten, die in Fig. 10 nicht eingezeichnet sind.

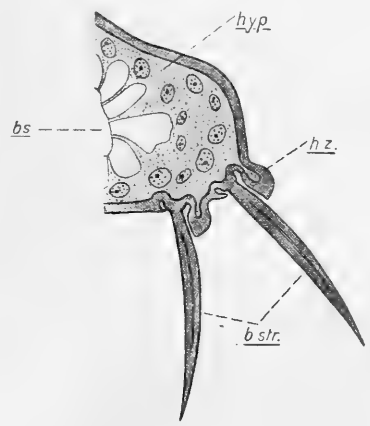


Fig. 13*b*.
Sagittalschnitt durch den Stirnrand einer frisch zum zweiten Stadium gehäuteten Larve von *Dytiscus marginalis* L. *b.str*, Borsten des Stirnrandes im Längsschnitt; *hz*, Hemmzapfen; *hyp*, Hypodermis; *bs*, Basalmembran. Stark vergrößert.

Die Cuticularanhänge des Körpers finden hier und weiter unten vornehmlich wegen ihres systematischen Interesses Erwähnung. Manche der in Betracht kommenden Bildungen sind in ihrem Vorkommen auf die Dytisciden beschränkt und als Neuerwerbungen während des Wasserlebens anzusprechen. Eine Anzahl von ihnen findet sich auch bei den Imagines und ist kürzlich von Hochreuther (1912) beschrieben, auf dessen Arbeit gegebenenfalls verwiesen ist. Die der Larve eigentümlichen Anhänge kommen ihrem Bau und ihrer Funktion nach hier zur Besprechung, ohne daß indessen, dem Charakter der Arbeit entsprechend, auf histologische Feinheiten eingegangen werden kann.

Die ventralen Partien der Kopfkapsel setzen der morphologischen Deutung ihrer Elemente besondere Schwierigkeiten entgegen, weil die Art der Nahrungsaufnahme nicht nur die Mundwerkzeuge,

sondern auch das Kopfskelett erheblich beeinflußt und zu einer teilweisen Umformung und Verlagerung seiner Bestandteile geführt hat. Die wesentlichsten Umgestaltungen werden dadurch veranlaßt, daß das Epicranium — wahrscheinlich in seiner Eigenschaft als Träger des Mandibularmuskels — eine ungewöhnlich große Ausdehnung gewinnt. Seine von der Postfrons herabkommenden Hälften bilden zunächst die ganzen Seitenteile des Kopfes (Fig. 12 *ep*), greifen dann weit über die Schläfen (Fig. 11 u. 12 *t*) hinaus ventral herum und stoßen schließlich in der ventralen Mittellinie (vgl. Fig. 11) zusammen, wo sie in der Naht *s* innig verschmelzen.

Die hinter den Maxillen gelegene Partie der Kopfkapsel pflegt allgemein als Kehle (gula) bezeichnet zu werden. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß diese Region bei der Larve und Imago von *Dytiscus* von ganz verschiedenem morphologischen Wert ist.

Bei der Imago finden wir hinter der Unterlippe (s. Euscher 1910, S. 11, Fig. 7) ein nach beiden Seiten zu scharf abgegrenztes Chitinstück, das das Mentum mit dem Foramen occipitale verbindet und sich zwischen die beiden von den Seiten herabkommenden und zur Mitte strebenden Hälften des Epicraniums einschiebt. Es ist in der Höhe der Vorderecken des Craniums durch eine leichte, von Euscher übersehene Sutur quergeteilt, und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir in dieser Naht die Grenze zwischen dem Submentum und dem letzten (6.) Kopfsegment zu suchen haben. Das Submentum ist nicht, wie Euscher annimmt, mit dem Mentum untrennbar verschmolzen, sondern hat seine Selbständigkeit bewahrt (vgl. Berlese, Fig. 51). Bei der Imago von *Dytiscus* steht somit das letzte cephale Segment in direkter Verbindung mit seinem Anhang, der Unterlippe.

Die bei der Larve als Kehle zu bezeichnende Partie stellt ein trianguläres, nach hinten spitz zulaufendes, etwas eingesenktes Feld dar, das vom Vorderrand des Halses bis zur Basis der Unterlippe sich erstreckt (vgl. Fig. 11, *g*). Dieses Feld ist indessen in keiner Weise scharf gegen die Umgebung abgesetzt und somit kein selbständiges Skelettstück. Gularnähte fehlen. Bei der Häutung kann die Schädelkapsel in der ventralen Mittelsutur *s* aufplatzen, im übrigen stellen die ventralen Partien aber ein einheitliches Stück dar. Die Kehle der *Dytiscus*-Larve wird einfach von den nach vorn zu ausgezogenen und in der medianen Sutur *s* (Fig. 10) verschmelzenden Vorderecken der Epicraniumhälften gebildet. Durch diese Verschmelzung seiner Seitenteile bewirkt das Cranium eine Abtrennung der beiden letzten Kopfsegmente von ihren Anhängen. Der fünfte und

sechste bzw. fünfte bis siebente Kopfring rücken zur Bildung des Halses *h* (Fig. 10, 11 u. 12) nach hinten zu, während ihre Gliedmaßen, die erste und zweite Maxille, nach vorn vorgetrieben werden und in eine Linie mit den Mandibeln zu liegen kommen. Diese Verhältnisse sind sicher sekundärer Natur, und wir haben hier erneut die Tatsache zu konstatieren, daß die Imagines ursprünglichere Charaktere bewahrt haben als ihre Larven.

Ganz entsprechend liegen übrigens, wie aus MEINERTS (1901) Figuren hervorgeht, die Verhältnisse bei allen anderen Dytiscidenlarven und, wie KEMNER (1913) kürzlich feststellen konnte, auch bei den Jugendstadien von *Amara* und *Feronia* und somit wohl bei allen Carabidenlarven.

Mit Ausnahme der Kehlpartie ist die Schädelkapsel auf der Unterseite ziemlich gleichmäßig flach gewölbt und in der Struktur wenig

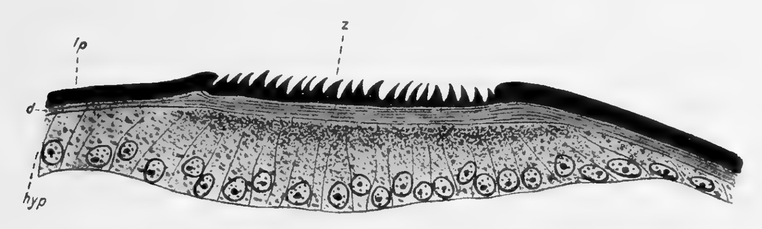


Fig. 14.
Sagittalschnitt durch das Drüsenfeld *si* (Fig. 11) der Oberlippe einer ausgewachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. *z*, Chitindifferenzierungen der äußersten Lage der Cuticula (= Epidermis, *lp*); *d*, Derma; *hyp*, Hypodermis. Stark vergrößert.

differenziert. Zwei durch dunklere Tönung ausgezeichnete Flecke *e* (Fig. 11) in der Nähe der Mittelnaht bezeichnen die ventralen Ansatzstellen des bei der *Dytiscus*-Larve wenig entwickelten Tentoriums (Endocranium).

Der Borstenbesatz (Fig. 11) ist spärlich. Je vier Grubenhaare stehen zu einer Gruppe vereinigt zwischen der Ansatzstelle des Tentoriums und der Maxillarbasis auf der Grenze des Gularfeldes, eine weitere Gruppe hinter dem bereits erwähnten, das Augenfeld begrenzenden Haarkranze, und wiederum jederseits etwa 4 verteilen sich über die Fläche des Craniums.

2. Die Augen.

Die Augen (Fig. 10, 11, 12, *A*) sind als typische Larvenstemmata (= oculi discreti, BERLESE, S. 114, zum Unterschied von den echten stirnständigen Ocellen der Imagines) ausgebildet und in der für Adephagenlarven normalen Zwölfzahl vorhanden. Die sechs Augen jeder

Seite stehen zu der Figur der Würfelsechs vereinigt (Fig. 12) als zwei Senkstriche hinter der Fühlerwurzel an den Seiten des Kopfes. Jede Reihe beschreibt einen gegen den anderen zu offenen flachen Bogen. Vier Stemmata jederseits beherrschen das dorsale (s. Fig. 10) und laterale, je zwei das ventrale Gesichtsfeld (s. Fig. 11). Da das ganze Augenfeld, und auf diesem wiederum jede Ocelle, sich etwas über die Umgebung erhebt, ist es dem Tiere möglich, auch die von vorn kommenden Lichtstrahlen aufzufangen.

Die einzelnen Augen sind untereinander ziemlich gleichgroß, aber verschieden gestaltet. Während die unteren Linsen eine ziemlich kreisrunde Form besitzen (s. Fig. 12) sind die oberen stark quer oval, fast strichförmig, und die seitlichen nehmen auch gestaltlich eine Mittelstellung zwischen beiden ein. Geringe individuelle Unterschiede in der Gestalt und Lagerung der Augen kommen vor (vgl. Günther 1912), die ellipsoide Form des Augenhügels bleibt aber wohl immer erhalten und findet sich auch bei den übrigen Spezies der Gattung, sogar bei der in mancher Hinsicht eine Sonderstellung einnehmenden Larve von *Dytiscus semisulcatus* Müll. (= *punctulatus* Fabr., siehe Fig. 15).

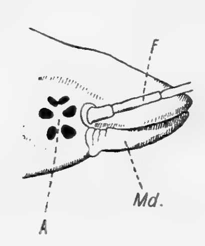


Fig. 15.
Seitenansicht der Augenregion einer frisch zum dritten Stadium gehäuteten Larve von *Dytiscus semisulcatus* L. (= *punctulatus* Fabr.). *A*, Augenfeld; *F*, Fühler; *Md*, Mandibel. Vergrößert.

Wegen ihrer ansehnlichen Größe bilden die Augen der *Dytiscus*-Larve ein sehr geeignetes Untersuchungsobjekt und sind durch die Arbeiten Grenachers (1879, S. 26/37) und Pattens (1887, S. 163—226) neben den Sehorganen der *Acilius*-Larve zum klassischen Studienobjekt der Coleopterenstemmata geworden (vgl. Hesse 1900 u. 1901). Kürzlich legte Günther (1912) in seiner Dissertation unsere Kenntnisse über die Sehorgane der Larve und Imago von *Dytiscus marginalis* L. nieder, so daß wir hier auf diese Arbeit verweisen können.

3. Der Augenfleck.

Nach innen und vorn zu von der ersten Ocelle des vorderen Augenstrichs liegt jederseits auf der Stirn ein eigentümliches Gebilde (s. Fig. 10 u. 12 *ia*), das, lange bekannt (vgl. Schiödte S. 396), bereits mehrfach auf seinen Bau hin untersucht wurde, seiner physiologischen Bedeutung nach aber ganz rätselhaft geblieben ist. Es sei im folgenden nach dem Vorgange Günthers (1912) als Augenfleck bezeichnet und einer Betrachtung unterzogen.

In der Aufsicht stellt sich der Augenfleck als ein kreisrunder, heller Fleck im Chitin dar, der, die Randzone des vorderen der beiden dorsalen Einzelaugen noch etwas übergreifend, bis an die Pigmentschicht heranreicht und die Linse des Larvenauges um das Dreifache an Größe übertrifft. Das Chitin ist im Bereich des Fleckes buckelartig etwas vorgewölbt und gewinnt dadurch mit einer Augenlinse eine gewisse Ähnlichkeit, die durch seine Durchsichtigkeit noch verstärkt wird. Durch die Untersuchungen GRENACHERS (1878 S. 37), PATTENS (1889 S. 127) und GÜNTHERS (1912 S. 76—82) ist festgestellt, daß die Augenflecke der Dytisciden auch anatomisch sehr innige Beziehungen zu den Sehorganen verraten und in mancher Hinsicht den Stemmata der Larven nahestehen. Wie in diesen, so lassen sich im Augenfleck außer der wenig ausgesprochenen Linse noch Glaskörper, Sehzellen mit Stäbchen und ein kräftiger, zum Ganglion opticum ziehender Nerv nachweisen. Bei ganz jungen Larven stellt der nur undeutlich abgesetzte Stirnfleck im wesentlichen nur eine hypodermoidale Verdickung dar. Erst im Laufe der larvalen Entwicklung differenzieren sich Glaskörper und lichtperzipierende Elemente heraus. Bei verpuppungsreifen Individuen tritt auch etwas Pigment auf. Auch dann noch macht aber das ganze Organ einen unentwickelten, halb embryonalen Eindruck.

Es ist nicht anzunehmen, daß der larvale Augenfleck Bilder aufnimmt, wenn er auch zur Unterscheidung von Licht und Dunkelheit geeignet sein mag (GÜNTHER 1912, S. 80). So drängte sich denn bereits GRENACHER die Vermutung auf, daß wir es in dem eigentlichen Gebilde vielleicht mit der ersten Anlage eines Organs zu tun haben, das erst in der weiteren Entwicklung des Individuums zur Ausbildung kommt, und auch GÜNTHER kommt zu dem Schluß, »daß es sich um ein Organ handelt, das erst für ältere Entwicklungsstadien von physiologischer Bedeutung ist« (S. 80). Eine Vermutung über das spätere Schicksal des Augenflecks findet sich indessen weder bei GRENACHER noch bei PATTEN und auch GÜNTHER ist leider diesem Problem nicht weiter nachgegangen. Ich sehe mich daher veranlaßt, hier meine eigenen Beobachtungen und Vermutungen zu wiederholen, die ich bereits 1909 niederlegte, aber von der Publikation zurückstellte, als Herr Dr. GÜNTHER im hiesigen Institut seine Untersuchung des Augenflecks vornahm. Ich spreche den Stirnfleck der *Dytiscus*-Larve als einen Teil der Imaginalscheibe des Käferauges an, der bereits während der larvalen Entwicklung des Tieres den embryonalen Zustand verläßt und eine gewisse Funktionsfähigkeit erlangt, aber erst

während der Nymphose sich zum Komplexauge umdifferenziert. Diese Auffassung basiert auf den nachstehenden Beobachtungen.

Kurz bevor die reife Larve die Nahrungsaufnahme einstellt, um sich zur Verpuppung in die Erde zu begeben, tritt vor und über dem Augenfeld der Larve eine gewinkelte rotbraune Linie auf, die ihren Ursprung kleinen, in der Hypodermis sich ablagernden Pigmentteilchen verdankt. Ich konnte feststellen, daß die pigmentierte Zone sich während der Metamorphose langsam verbreitert, bald die Gestalt eines nach hinten zu offenen Mondviertels annimmt, während der Puppenruhe die fehlenden Viertel unter gleichzeitiger Überwachsung der anfangs freigelassenen Larvenaugen zu einem vollen Kreise ergänzt und schließlich das Imagoauge aus sich hervorgehen läßt. Die ersten Pigmentpartikelchen treten nun gerade im Bereich des larvalen Augenflecks und zwar an seiner Peripherie auf. Diese Beobachtungen legte ich bereits 1909 im Manuskript nieder. Inzwischen kam Günther zu dem gleichen Resultat. Er gibt in seiner Fig. 10 ein Stadium wieder, bei dem die pigmentierte Zone den Augenfleck ungefähr tangiert. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird der Augenfleck ganz in die pigmentierte Zone einverleibt und geht restlos in ihr auf, während die Larvenaugen während des ganzen imaginalen Lebens in rudimentärem Zustand unter dem Imagoauge erhalten bleiben. Merkwürdigerweise sind Günther die Beziehungen zwischen Augenfleck und Imagoauge nicht aufgefallen, und in seiner Studie über die Entwicklung des Komplexauges (1912 S. 92/104) findet der Augenfleck keine Erwähnung. Die histologische Umdifferenzierung der so lange rätselhaften Stirnflecke der *Dytiscus*-Larve während der Metamorphose bleibt also noch immer ungeklärt, als festgestellt darf aber nach dem Gesagten wohl gelten, daß die larvalen Augenflecke einen wesentlichen Anteil an der Bildung des Komplexauges nehmen und als seine modifizierte Imaginalscheibe angesprochen werden dürfen.

Ähnliche Stirnflecke, wie sie hier von *Dytiscus marginalis* L. beschrieben wurden, kommen allen Arten der Gattung, sowie ihren nächsten Verwandten auf allen drei Larvenstadien (Fig. 53a, b, c) in wenig wechselnder Ausbildung zu. Bei *Acilius* sind sie neben der Linse des hinteren Hauptauges zu suchen, ziemlich hoch differenziert und von Grenacher und Patten eingehend studiert worden (siehe oben). Bei *Agabus* und anderen kleinen Dytisciden suchte ich sie bislang vergeblich, ebenso bei den Carabidenlarven. Bei der Gattung *Carabus* traf ich

bei einem sehr großen Exoten (Algier)[1] stirnwärts von den beiden Augenrändern einen ziemlich hohen chitinösen Hügel, der vielleicht den Augenflecken der Dytiscidenlarven gleichzustellen ist, von mir aber nicht näher untersucht werden konnte. Das Chitin war in dieser Region nicht farblos wie bei *Dytiscus.*

4. Die Fühler (antennae.)

Dem Augenfelde der *Dytiscus*-Larve genähert sind die Fühler eingelenkt. Sie stehen als schlanke Geiseln (s. Fig. 10, 11, 12, 15 *F* und Fig. 16) an den Seiten des Kopfes zwischen den Augen und dem Fuß der Mandibeln, sind bei der ruhenden Larve schräg nach außen und vorn gerichtet, dank ihrer freien Einlenkung aber in alle Richtungen des vorderen, äußeren Raumquadranten einstellbar. An Länge und Gliederzahl werden die Antennen der Dytiscidenlarven meines Wissens in keiner Coleopterenfamilie übertroffen, erreichen aber auch hier bei weitem nicht die hohe Ausbildung, welche die Imagines auszeichnet. Die Fühler der erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. bleiben nur wenig hinter der Kopflänge zurück und messen 5,5 mm, die sich auf sieben Glieder verteilen. Das erste, dritte und fünfte Glied ist kurz, das siebente außerordentlich klein und pfriemförmig. Die zweiten, vierten und sechsten Glieder sind normal ausgebildet, lang, schlank und walzig, an Länge und Stärke in der natürlichen Reihenfolge abnehmend. Wenn man die kurzen den längeren als accessorische Grundabschnitte zuzählt, reduziert sich die Zahl der Fühlerglieder auf 4, und damit auf den bei Käferlarven normalen, auch für die kleineren Dytisciden gültigen Wert. Diese Auffassung verliert alles Gezwungene durch die Beobachtung, daß die accessorischen Glieder auf dem ersten Larvenstadium noch gar nicht, auf dem zweiten nur unvollkommen abgegliedert sind und erst bei den erwachsenen Larven ihre volle Ausbildung erlangen. Fig. 16a, b, c veranschaulicht das Gesagte durch Gegenüberstellung der Fühler auf allen drei Stadien. Die folgende Tabelle, S. 32 oben, gibt die Längenverhältnisse in Millimetern:

Die Einschiebung von Grundgliedern wurde auch an den älteren Larven von *Acilius* und *Cybister* beobachtet. Bei der letztgenannten Form sind sogar 8 untereinander gleichwertige Fühlerglieder beobachtet, denen ein kleiner, von Meinert (1901 S. 404) als selbständiges Glied

---

[1] Die hier mitgeteilten Beobachtungen über morphologische Verhältnisse der Carabidenlarven wurden an dem reichhaltigen Material des Hamburger Naturhistorischen Museums angestellt, dem ich für die Ermöglichung dieser Studien auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Länge des ganzen Fühlers	3,25	4,09	5,5
1. Glied	1,15	0,2 + 1,3 = 1,5	0,3 + 2 = 2,3 (15 + 100 = 115)[1]
2. Glied	1,0	0,2 + 1,1 = 1,3	0,27 + 1,43 = 1,7 (18 + 81 = 99)
3. Glied	1,0	0.19 + 1,1 = 1,2	0,25 + 1,18 = 1,43 (16 + 65 = 81)
4. Glied	0,1	0,09	0,07 (5)

gezählter Enddorn aufsitzt (s. Fig. 35a, *A*). Die Grundglieder scheinen ein Neuerwerb dieser Gattungen und dem Bedürfnis nach größerer Beweglichkeit der langen Fühler entsprungen zu sein. An Sinnesorganen sind die Fühler relativ arm. Zu spärlichen kurzen aber schlanken Tasthärchen kommen ein paar massive Grubenkegel und an der glashellen, dünnchitinisierten Spitze des Endgliedes mehrere zartwandige Kegel, die nach Nagel (1894, S. 84, 85, 87) dem Geschmackssinn dienen. Mehr in die Augen fällt eine andere Kategorie von Sinnesorganen, die Nagel als »Gruben ohne Kegel« beschrieben hat. Sie sind größer als die erwähnten Grubenkegel, aber ebenfalls an Zahl nur gering. Äußerst konstant finden sie sich an den in Fig. 16a angekreuzten Stellen auf allen drei Larvenstadien. An Totalpräparaten repräsentieren sie sich als glashelle Flecke im Chitin, die durch einen weiten Porenkanal mit dem Lumen des Fühlers in Verbindung stehen. Eine feinere Untersuchung nahm ich nicht vor, möchte aber nach einem Vergleich meiner Präparate mit den Abbildungen Hochreuthers (1912) die Vermutung äußern, daß Nagel die

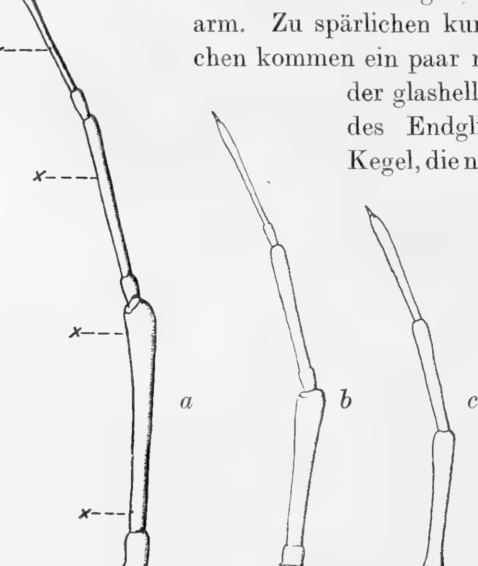


Fig. 16 *a—c*.
Linker Fühler der Larve von *Dytiscus marginalis* L., von oben gesehen. a. Drittes Larvenstadium, b. Zweites Stadium, c. Erstes Stadium. Die angekreuzten Stellen (×) bezeichnen die Lage der »Gruben ohne Kegel«. Vergr. 15mal.

[1] Die in Klammern gesetzten Zahlen geben die von Meinert gefundenen Verhältniszahlen wieder. Sie lassen sich mit meinen Werten nicht recht zur Deckung bringen.

in Rede stehenden Organe irrtümlich zu den »Gruben ohne Kegel« gestellt hat, und daß es sich hier um »kelchförmige Organe« handelt. Über die Funktion sind wir weder bei der einen noch bei der anderen dieser beiden Gruppen orientiert. Wahrscheinlich dienen sie dem mechanischen Sinn, vielleicht zur Wahrnehmung des Wasserwiderstandes und somit zur Orientierung beim Schwimmen (HOCHREUTHER S. 55 u. 63).

5. Die Mundteile.

Wir wenden uns nunmehr dem Studium der Mundteile zu, die wohl in erster Linie bestimmend gewesen sind für die aberrante Gestalt des Larvenkopfes oder, um mit SWAMMERDAM (Bibel der Natur, S. 135) zu reden: »Um derentwillen der Kopf wohl mag so groß gebildet seyn, damit nemlich Platz vor ihre Muskeln wäre.« Sowohl in der Anordnung wie gestaltlich und funktionell weichen die in den Dienst der Nahrungsaufnahme getretenen Kopfanhänge der *Dytiscus*-Larve in hohem Maße von dem ursprünglichen Typus ab, den wir bei der Imago noch geradezu klassisch ausgebildet finden (vgl. EUSCHER 1910, S. 12ff.). Das Verständnis der Larve wird erst ermöglicht durch die Kenntnis der beim geschlechtsreifen Tier obwaltenden Verhältnisse.

Der Gelbrandkäfer besitzt beißende Mundwerkzeuge: Kurze, mit starken Zähnen ausgerüstete Oberkiefer (Mandibeln) (Fig. 25a), welche die Nahrung zerfleischen; hochdifferenzierte Unterkiefer (erste Maxillen, Fig. 26a), welche mit ihren beiden Tastern (Palpus maxillaris P.*m* und Lobus externus *L.e.*) die Nahrung prüfen und mit der beborsteten, mächtigen inneren Lade (Lobus internus *L.i.*) die von den Mandibeln abgerissenen Fleischstücke in den Schlund schieben; eine in Submentum (*sbm*), Mentum (*m*), Glossen (*par*) und Taster (Palpi labiales *P.l.*) gegliederte Unterlippe (Labium, Fig. 27a), welche im Verein mit der dem Clypeus frei angehängten Oberlippe (Labrum, *l*) den Abschluß des Mundes nach oben und unten zu gewährleistet (s. Fig. 33a). Die räumliche Anordnung von Labrum, Mandibeln, Maxillen und Labium bei der Imago von *Dytiscus* ist aus dem umstehenden Schema (Fig. 17a) zu ersehen, das ein Diagramm der Mundteile darstellt. Man wolle besonders beachten, daß die ersten Maxillen (Mx_1) unter den Mandibeln (Md) inserieren und über der Unterlippe (Mx_2) liegen. Das Foramen F bezeichnet den Eingang zum Munde, der bei geöffneten Kiefern weit offen steht und sich erst dann schließt, wenn die Kiefer wie die vier Flügel eines zweigeteilten Fensters nach innen schlagen.

Ganz andere Verhältnisse finden wir bei der Larve.

Es sei zunächst die räumliche Anordnung der Elemente (Fig. 17c) betrachtet und festgestellt, daß die Mundteile nicht in einem

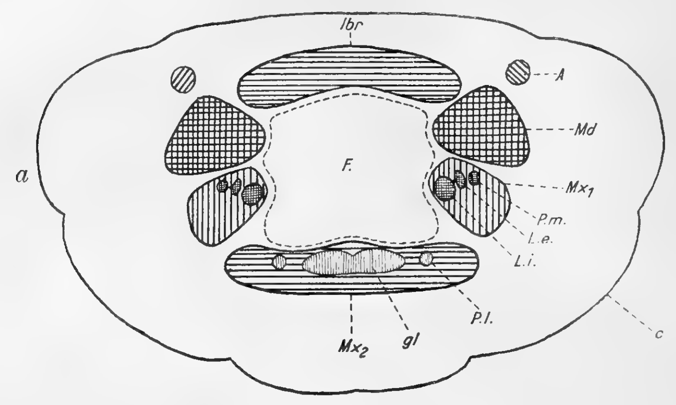


Fig. 17 *a*.

Diagramm der Mundwerkzeuge einer *Dytiscus*-Imago. *c*, Umrißlinie des Kopfes; *A*, Antennen; *lbr*, Oberlippe; *Md*, Mandibel; Mx_1, erste Maxille; *P.m*, Palpus maxillaris; *L.e*, Lobus externus; *L.i*, Lobus internus; Mx_2, Labium; *P.l*, palpus labialis; *gl*, Glossa; *F*, Mundloch.

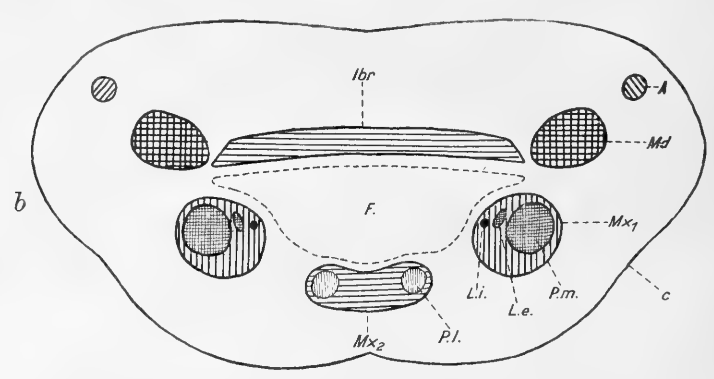


Fig. 17 *b*.

Diagramm der Mundwerkzeuge einer Carabidenlarve. Bezeichnungen wie bei Fig. 17a.

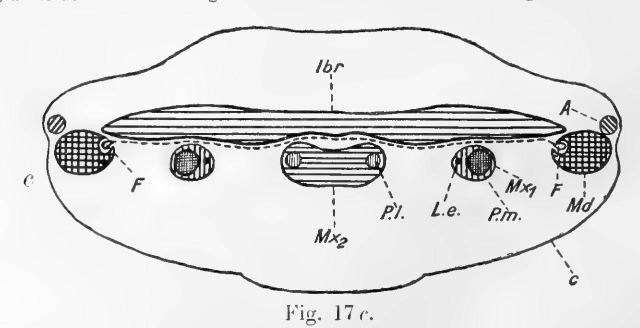


Fig. 17 *c*.

Diagramm der Mundteile einer *Dytiscus*-Larve. Bezeichnungen wie bei Fig. 17a.

Kreise angeordnet sind, sondern eine sehr langgestreckte Ellipse bilden. Die Unterkiefer Mx_1 liegen nicht unter, sondern neben den Mandibeln *Md* und inserieren nicht über, sondern seitlich von der Unterlippe Mx_2. Mandibeln *Md*, Maxillen Mx_1 und Unterlippe Mx_2 liegen nicht mehr zum Halbkreis geordnet, sondern bilden eine horizontale Gerade. Der Mund selbst ist bis auf 2 kleine, im Bereich der Mandibeln gelegene Poren *F* geschlossen.

Es liegt auf der Hand, daß die Lagebeziehungen bei der Larve als sekundär aufzufassen sind und von den recht ursprünglichen Verhältnissen abgeleitet werden müssen, die bei der Imago vorliegen. Rein mechanisch kann das Diagramm Fig. 17a dadurch in die Fig. 17c umgewandelt werden, daß man die Mundteile durch einen Faden untereinander verbunden, aber im übrigen gegeneinander verschiebbar annimmt und auf die Mandibeln einen Zug nach den Kopfseiten hin wirken denkt. Dann werden die Mandibeln *Md* so weit, wie es der Faden gestattet, seitlich auseinanderweichen, sie werden die Maxillen mitziehen, und die von beiden Seiten gezogene Unterlippe Mx_2 gegen die Oberlippe *lbr* drücken, den Mund also zuklemmen. Gleichzeitig wird sich das ganze Diagramm dorsoventral abplatten. Ein hypothetisches Zwischenstadium aus der Umformungsperiode des Diagramms Fig. 17a in Fig. 17c ist in Fig. 17b festgehalten worden. Es spricht nun sehr für die Auffassung, die Umgestaltung habe sich wirklich in analoger Weise, wie hier angenommen ist, vollzogen, daß wir die Phase 17b in der Natur verwirklicht finden und zwar, was mir besonders bemerkenswert zu sein scheint, bei den Carabidenlarven, die wir auch phylogenetisch zwischen die Dytiscidenlarven und imaginale Adephagen einzuschalten geneigt sind. Bei den Imagines ist der Mund ein weites, etwa kreisrundes Loch, bei den Carabidenlarven ein langgestrecktes Oval, ein schmaler Spalt, bei den Larven der Dytisciden ist die eigentliche Mundöffnung ganz geschwunden. Nur an den Seitenenden der zugeklemmten Mundrinne steht die Mundhöhle noch durch zwei feine Poren (Fig. 17c, *F*) mit der Außenwelt in Verbindung.

Nicht weniger einschneidend als in der räumlichen Gruppierung sind die morphologischen Wandlungen, welche die Mundteile als solche bei der *Dytiscus*-Larve erfahren haben.

a. Die Oberlippe (labrum).

Die Oberlippe der Larve ist bisher unerwähnt geblieben. Sie scheint bei oberflächlicher Betrachtung ebenso wie der Clypeus ganz zu fehlen, und Erichson (1841 S. 74) sowie Chapuis und Candèze (1853

S. 380/82) geben in der Tat an, daß das Labrum der *Dytiscus*-Larve rückgebildet ist. Nach Meinert (1901) ist die Oberlippe nicht rückgebildet, sondern ventralwärts umgeschlagen, so daß also der vordere Stirnrand vom Clypeus gebildet wäre. Dieser geht ohne scharfe Grenze in die Stirn über. Berlese (1909, S. 84 Anm.) vertritt die Auffassung, daß nicht nur das Labrum, sondern auch der Clypeus an der ventralen Verlagerung beteiligt ist, so daß also der vordere Stirnrand noch zur Praefrons zu rechnen wäre. Die gleiche Deutung findet sich bei Everts (Supplement S. 110 ff.). Wir möchten uns dieser Auffassung nicht anschließen, weil im allgemeinen das Kopfschild eher zu einer innigen Verbindung mit der Stirn als mit der Oberlippe neigt, und weil der Clypeus auch bei der Imago mit der Kopfkapsel fest verschmolzen, von der Oberlippe aber durch eine Gelenkhaut getrennt ist.

Fig. 18 *a—c*.
Schematische sagittale Längsschnitte durch das Kopfskelett. *a*. Imago von *Dytiscus*; *b*, ein konstruiertes Zwischenglied; *c*, Larve von *Dytiscus*. Nach Rungius.

Wir bekennen uns zu der von Meinert gegebenen Deutung, fassen also die Praefrons als Verschmelzungsprodukt von Stirn- und Kopfschild auf und nehmen an, daß die Oberlippe ventral um 180° herumgeklappt ist. Wir glauben, diesen Bauplan auch bei anderen carnivoren Käferlarven wiederzufinden (s. Fig. 33 b) und verweisen zur Stütze unserer Auffassung auf die

Arbeiten Bövings (Nye Bidrag till Carabernes Udviklingshistorie I) und Kemners (Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischer Coleopterenlarven in: Archiv för Zoologi, Bd. 7 Nr. 31 S. 1—31, 1913).

Wir treffen hier erneut auf ein Beispiel für unseren Satz, daß die Imago oft viel primitivere Verhältnisse aufweist, als die Jugendform des Insekts. Rungius hat in seiner Dissertation (1911) schematisch abzubilden gesucht (s. Fig. 18), wie sich ungezwungen die Stellung der Oberlippe bei der Larve von der Imago ableiten läßt, und auf welchem Wege sich die Umwandlung wahrscheinlich vollzogen hat (S. 218ff.). Auch Rungius kommt zu dem Resultat, daß der Stirnrand der Larve vom Clypeus gebildet wird, und daß das Labrum ventral umgeschlagen ist. Wir dürfen demnach die von uns vertretene Auffassung für die heute best fundierte halten. Die endgültige Bestätigung unserer Deutung der morphologischen Verhältnisse ist durch eine von anderer Seite in Angriff genommene Bearbeitung der Embryonalentwicklung zu erwarten.

Der von uns als verlagerte Oberlippe angesprochene Abschnitt des Exoskeletts stellt eine rückläufig unter der Stirn von ihrem Vorderrand bis zur Mundrinne ziehende, quere, langovale Chitinplatte dar (Fig. 11, *l*). Sie wird der Länge nach von einem schmalen, etwas vertieften, teilweise dunkel gerandeten Feld durchquert, das nach der Auffassung Berleses als Grenze zwischen Labrum und Clypeus anzusprechen wäre.

Chitindifferenzierungen der Oberlippe. In den erweiterten Seitenteilen des die Oberlippe der Quere nach halbierenden Feldes ist jederseits ein kurzovaler, mit einem dünnen Chitinhäutchen bespannter Raum (Fig. 11 *si*) abgegrenzt, der, vornehmlich in den Randpartien, mit zahlreichen äußerst kleinen Papillen, Häkchen und Zähnen besetzt ist. Ein Sagittalschnitt durch diese Zone (Fig. 14) lehrt, daß in ihrem Bereich die äußerste Chitinlage *lp* (Epidermis, Berlese) zur Bildung der genannten Zähnchen zerklüftet und aufgeteilt ist, daß darunter eine ziemlich dicke, weichere Chitinlage *d* (Derma, Berlese) sich ausbreitet und daß die Hypodermis (*hyp*) im ganzen Bereich des bedornten Feldes besser entwickelt ist als in der Nachbarschaft. Die großen Pallisadenzellen besitzen kugelige, umfangreiche Kerne, die der Intima genähert liegen. Das reichlich entwickelte Plasma erscheint, nach der Cuticula zu, fein granuliert.

Die funktionelle Deutung des Apparates begegnet Schwierigkeiten. In der Literatur finde ich ihn als »Sinnesfeld«, »Organa sensoria« (Meinert) bezeichnet. Schiödte gibt an, daß das bedornte Feld vom Frontalganglion innerviert wird. Die bislang unbekannte Histologie des Apparates scheint mir indessen zur Stütze der Auffassung Schiödtes

und Meinerts durchaus nicht geeignet zu sein, denn der Aufbau der Cuticula und ihrer Hypodermis erinnert in keiner Weise an die bei typischen Sinnesorganen vorliegenden Verhältnisse (vgl. Berlese 1909). Bei allen uns durch Hochreuther (1912) bekannt gewordenen Hautsinnesorganen des *Dytiscus* treten in bestimmter Weise differenzierte Zellen, die sich von den Nachbarzellen der Hypodermis leicht unterscheiden lassen, durch einen weiten Porenkanal mit einer in der Regel haarförmigen epidermoidalen Bildung in Beziehung. Stets läßt sich bei den typischen Organen des Gefühls, Geruchs und Geschmacks eine direkte Beziehung des Zellplasmas zu dem cuticularen Anhang nachweisen. Insbesondere scheint über der Sinneszelle kein oder sehr wenig Derma abgeschieden zu werden, so daß das Plasma direkt in das hohle Haargebilde eintreten kann. Alle diese Bedingungen sind bei dem »Sinnesfeld« des Labrums der *Dytiscus*-Larve nicht erfüllt. Berücksichtigt man ferner, daß es mir nicht gelungen ist, den von Schiødte beschriebenen Nerven aufzufinden, so wird man die sensorische Natur des Apparats für höchst zweifelhaft erklären müssen.

Bau und Lagebeziehungen machen es dagegen in hohem Grade wahrscheinlich, daß wir in der differenzierten Region der Oberlippe einen drüsigen Apparat zu erblicken haben. Die einzelligen Hautdrüsen der *Dytiscus*-Larve sind noch nicht näher untersucht. Soweit ich feststellen konnte, sind sie durchweg viel weniger hoch differenziert, als die kürzlich von Casper (1913) bearbeiteten Drüsen der Imago. Insbesondere fehlt ihnen der komplizierte Ausführungskanal. Das Secret scheint auf dem Wege der Diffusion sich aus der Zelle durch die Chitinschicht nach der Körperoberfläche zu bewegen. Die Hautdrüsen der Larve nähern sich damit dem primitivsten Typus der Drüsenzellen überhaupt, wie er von Berlese (1909 S. 492ff. und Fig. 551) charakterisiert ist. Sie unterscheiden sich also vornehmlich nur durch die Größe, den Plasmareichtum und zuweilen durch die Gestalt des Kernes von den gewöhnlichen Hypodermiszellen. Der Bau der Hypodermiszellen im Bereich des bedornten Feldes spricht also zum mindesten nicht gegen unsere Auffassung von ihrer physiologischen Natur.

Wichtiger erscheint mir die Beobachtung, daß man fast stets über dem Drüsenfelde eine klebrige Masse vorfindet, in der sich beim Konservieren Schmutzteilchen aller Art festsetzen, und die sich wohl nur von den darunterliegenden Hypodermiszellen ableiten läßt. Über die biologische Aufgabe dieses Secrets kann ich nur eine Vermutung äußern, die sich auf folgende Beobachtung gründet. Wenn das Tier ruht und seine Mandibeln schließt (vgl. Fig. 21), kommen die Mandibel-

spitzen genau auf den bedornten Bezirk des Labrums zu liegen und pressen sich diesem fest an. Sie kommen also in direkten Contact mit dem hier angesammelten Secret und werden gleichzeitig sowohl abgebürstet als auch geschmiert. Auf diese Weise werden die für den Beuteerwerb wichtigsten Organe der Larve ständig sauber und gebrauchsfertig gehalten. Die Zähnchen und Haken des Feldes dürften dabei ebenso sehr als mechanische Reinigungsinstrumente wirken, als das unzeitige Abfließen des Schmiersecrets verhindern.

Ganz ähnliche Drüsenfelder wie bei *Dytiscus* finden sich auch bei anderen Dytisciden, z. B. bei *Cybister*, *Thermonectes* und *Hydaticus*. MEINERTS Abbildung von der letztgenannten Art (Fig. 101) zeigt, daß auch hier sich die Mandibeln in der Ruhe mit der Spitze genau auf die Region der Drüsenzellen legen. Bei *Cybister* treten nach MEINERT (S. 404) an die Stelle der winzigen Papillen im Bereich des Drüsenfeldes, lange, dünne, zu einem Pinsel zusammengeschlossene Haare (Fig. 131), die als mechanische Bürsten gegen die Mandibeln wirken dürften.

Unter der Oberlippe sind die eigentlichen Mundwerkzeuge, die
Oberkiefer (mandibulae),
Unterkiefer (maxillae I) und
Unterlippe (labium, maxillae II)
eingelenkt. Unter diesen spielen die Mandibeln ihrer Funktion nach bei weitem die wichtigste Rolle und sind dementsprechend hochdifferenziert, während die Maxillen mehr zurücktreten.

b. Die Oberkiefer (mandibulae).

Die Oberkiefer (mandibulae) (Fig. 10, 11, 12, 15, 17 *Md*, 19, 25 *f* und 30) der *Dytiscus*-Larve vertreten sowohl anatomisch wie physiologisch einen Sondertypus in dem Formenreichtum der Insektenmundwerkzeuge, einen Typus, der unter den Insekten in seiner Art einzig ist und höchstens gewisse Beziehungen zu den Mandibeln einiger Canthariden- und Neuropterenlarven erkennen läßt. Die Oberkiefer der Dytiscidenlarven dienen gleichzeitig zum Beutefang und zur Überführung der flüssigen Nahrung in den Verdauungstractus. Sie ergreifen die lebende Beute, besorgen ihre Lähmung bzw. Tötung, entleeren durch einen an ihrer Spitze mündenden Kanal Secrete, welche das Opfertier präoral auflösen, und leiten die verflüssigte Nahrung durch denselben Kanal in den Darm über.

Der Bau entspricht der vielseitigen Funktion. Die Mandibeln

sind es in erster Linie, welche durch ihre Größe, durch ihre Form und ihre Stellung dem Larvenkopfe sein charakteristisches Gepräge geben. Sie stehen als zwei lange, schlanke Sicheln an den Vorderecken des Kopfes vor den Fühlern, sind also durch die volle Breite der Stirn getrennt und liegen durchaus frei (Fig. 10, 11, 12). Nur dorsal schiebt sich der zugehörige Angulus frontalis (Fig. 10 *a*) über die Basis des Oberkiefers.

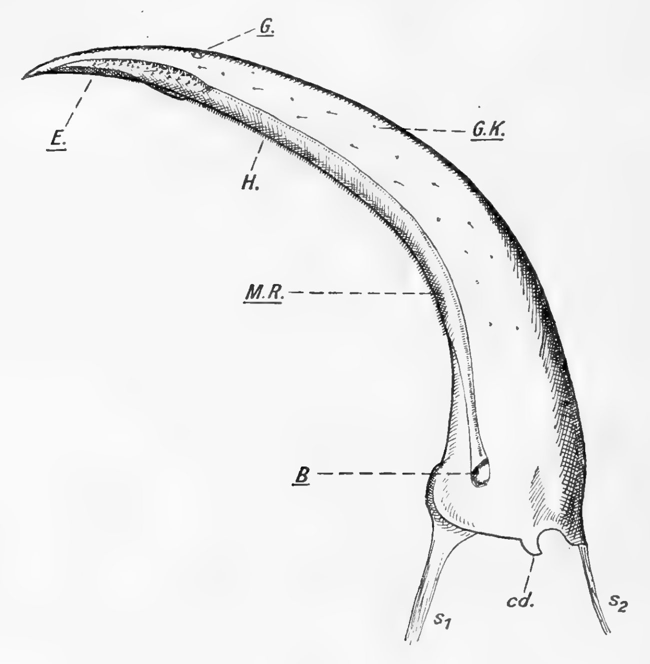


Fig. 19.

Aufsichtsbild der rechten Mandibel einer erwachsenen Larve von *Dytiscus circumcinctus* Ahr. *cd*, dorsaler Gelenkknopf; s_1 u. s_2, die Sehnen des Mandibelbeugers und ihres Streckers; *E*, Eingang zum Mandibelkanal *M.R*; *B*, basale Öffnung des Mandibularkanals; *H*, Borstenbesatz zur Abdichtung des Mandibularkanals; *G*, »Grube ohne Kegel«; *G.K*, kleine Grubenkegel. Stark vergrößert.

Der Oberkiefer erhält im übrigen seinen Halt durch einen, seine Basis umschließenden und in den Kopf eingebauten chitinösen Verstärkungsring und dadurch, daß er an zwei Gelenkknöpfen, einem dorsalen (Fig. 19 und 20 *cd*) und einem ähnlich gestalteten ventralen Condylus (Fig. 20, 21 und 30 *cv*) aufgehängt ist. Die beiden Gelenkknöpfe bewegen sich ihrerseits in je einer Angel, die als stark chitinisierte Gruben in der Kopfkapsel aufgelassen sind. Die Art der Einlenkung erlaubt der Mandibel nur eine Bewegung in der Horizontalen. Diese wird bewirkt durch zwei mächtige Muskeln, welche einander gegenüber an den beiden

starken Sehnen s_1 und s_2 (Fig. 19 und 20) am Hinterrand der Mandibelbasis angreifen. Besonders der nach der Innenseite der Mandibel ziehende Beugemuskel erreicht kollossale Mächtigkeit und füllt den größten Teil der Schädelkapsel aus. In die aus zähem aber farblosem Chitin bestehenden Sehnen des Mandibelbeugers und Streckers ist in der Nähe des Insertionspunktes (s. Fig. 25*f*) je ein dunkel gefärbtes Chitinstück *ch* eingelassen, das an abgestreiften Larvenhäuten sichtbar wird.

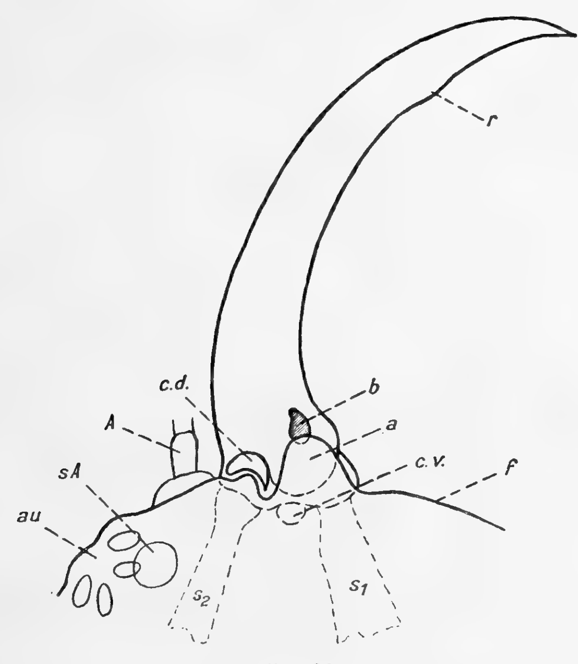


Fig. 20.

Aufsichtsbild der linken Mandibel und ihrer Gelenkverbindung mit der Kopfkapsel (*Dytiscus marginalis* L.). *r*, Retinaculum; *b*, basale Öffnung des Mandibularkanals; *c.d* und *c.v*, dorsaler und ventraler Gelenkknopf; s_1 und s_2, Sehnen des Beugers und Streckers; *A*, Antenne; *au*, Augenfeld; *sA*, Augenfleck; *a*, Angulus frontalis; *f*, Vorderrand der Stirn. Schematisiert.

Es sei bemerkt, daß es sich hier wahrscheinlich um sekundär eingebaute Verstärkungsleisten der Sehnen und nicht um in die Schädelkapsel verlagerte basale Elemente der ursprünglich gegliederten Mandibel handelt.

Der Oberkiefer selbst ist bei der *Dytiscus*-Larve durchaus ungegliedert und bildet einen einheitlichen, sichelförmig gekrümmten und in eine nadelscharfe Spitze ausgezogenen, äußerst stark chitinisierten Anhang des Kopfes. An keiner anderen Stelle erreicht die Körperdecke auch nur annähernd eine Mächtigkeit wie an den Mandibeln. Diese sind an der Spitze ganz massiv, und selbst an der Basis

tritt das Lumen gegenüber den von ihm ausgeschiedenen Chitinmassen zurück (s. Fig. 22). Die Länge der Mandibel, gemessen als innere Sehne, beträgt an 4 mm, die Stärke am Grund fast 1 mm. Von der Basis ab verjüngt sich der Kiefer ganz gleichmäßig bis zur Spitze. Zahnartige Vorsprünge fehlen. Auch der die Carabidenlarven auszeichnende Innenzahn vor der Spitze (retinaculum) ist rückgebildet. Die Mandibeln lassen sich ihrer äußeren Form nach demnach mit den spitzen, hakenartig einwärts gekrümmten Giftzähnen der Schlangen vergleichen, zu denen sie auch noch eine weitere Analogie aufweisen, nämlich einen dem Giftgang zu vergleichenden Kanal auf der Innenseite. Dieser bereits von SWAMMERDAM (1669) entdeckte Kanal ist der vom morphologischen und physiologischen Gesichtspunkt aus bemerkenswerteste Charakter der *Dytiscus*-Mandibel, die nach dem bisher Gesagten nur als ausgezeichnetes Instrument zum Ergreifen und Durchbohren der Beute, nicht aber in ihren Beziehungen zur Überführung der Nahrung in den Darmtractus verständlich ist.

Bei schwacher Vergrößerung wird an der Innenseite der Mandibel, kurz hinter ihrer Spitze ein lang ovaler Spalt sichtbar (Fig. 19 ***E***), der die Eingangsöffnung zu einem am Mandibelrand entlangziehenden Kanal *M.R.* bildet. Dieser Kanal wurde von den älteren Autoren als ein im Innern der Mandibel gelegenes, also die Tracheen und das Bindegewebe durchsetzendes Rohr aufgefaßt. WESTWOOD (1839) machte indessen darauf aufmerksam, daß es sich nicht um ein eigentliches Rohr, sondern um eine Doppelfalte in der chitinösen Wandung des Kiefers handelt, und MEINERT (1879 S. 71) bestätigte diesen Befund durch ein hübsches, leicht nachzuahmendes Experiment. Er führte in den hinter der Spitze gelegenen Kanaleingang ein feines Haar ein und sah dieses vor der Mandibelwurzel wieder an die Oberfläche treten. Querschnitte erklären das Zustandekommen dieser Erscheinung. Sie lehren (Fig. 22), daß der obere und untere Innenrand *o* und *u* leistenartig ausgezogen ist. Beide Leisten sind bis zur Berührung einander genähert, aber nicht miteinander verschmolzen. Der scharfe Rand der oberen Leiste greift vielmehr in einen Falz der unteren ein und ist mit ihm verhakt. Die Nuhtlinie wird noch durch eine Reihe kurzer aber dichtgestellter Borsten (Fig. 19 und 22 ***H***) überdeckt. Es kommt auf diese Weise zur Bildung eines Kanals (*M.R.*), der seiner Wirksamkeit nach ein Rohr genannt werden darf, vom anatomischen Gesichtspunkt aus aber als Rinne bezeichnet werden muß. Bei der nach einer abgestreiften Larvenhaut gefertigten Fig. 22 klafft der Spalt der Rinne stärker, als dies beim lebenden Tier der Fall sein dürfte. Wenn man einen

oben angezogenen Vergleich weiter durchführen will, so wären die Mandibeln der *Dytiscus*-Larve demnach im Typus den proteroglyphen und nicht den solenoglyphen Schlangenzähnen gleichzusetzen. Das Lumen der Mandibelrinne ist in ihrem ganzen Verlauf ziemlich gleichstark, nur kurz vor dem hinter der Spitze gelegenen Eingang etwas weiter. Ich bemerke, daß die letztere Angabe mit Notizen von Linstows und Portiers (1911 S. 101) in Widerspruch steht. von Linstow (1898 S. 755) berechnet die Weite an der Spitze auf 0,118 mm, weiter nach der Basis hin auf 0,316 mm. Der Autor gibt nicht an, wie diese feinen Messungen ausgeführt sind. Portier äußert sich dem Sinne nach

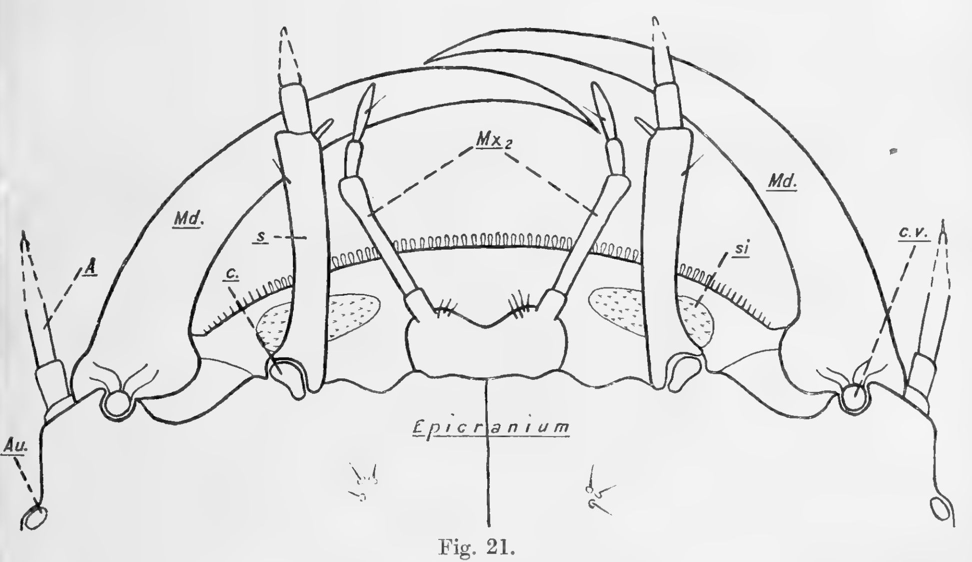


Fig. 21.

Vorderkopf der Larve von *Dytiscus marginalis* L., von unten gesehen. *Au*, Auge; *A*, Antenne; *Md*, Mandibel; *c* und *s*, Cardo und Stipes der ersten Maxille; Mx_2, zweite Maxille (Unterlippe); *si*, Drüsenfeld der Oberlippe. Schematisiert.

ähnlich und sieht in dieser Organisation eine Einrichtung zur Verhinderung der Verstopfung des Kanals. »Toute particule qui a franchi l'entrée parvient sans difficulté aucune à l'autre extrémité!« Dieser Gedanke ist bestechend, ich muß aber daran festhalten, daß der Kanal nach meinen Befunden an der Basis nicht weiter ist als an der Spitze (vgl. Fig. 19). In der Nähe der Basis verflacht sich das Rohr, ist etwas nach der Oberseite der Mandibel zu heraufgerückt und mündet hier so, daß der Rohreingang (Fig. 19 *B* und Fig. 20 *b*) am Fuße der aufgesperrten Mandibel auch am Totalpräparat sichtbar ist.

An Haarbildungen findet sich an der Mandibel außer den das

Rohr abdichtenden Borsten *H* (Fig. 19 und 22) ein am Eingang *E* zu diesem aufgestellter Reusenapparat, der von ziemlich kräftigen Haaren gebildet wird. Diese dürften Fremdkörpern den Eintritt in den Kanal verwehren, so daß sie an ihnen hängen bleiben und von dem Borstenbesatz der Oberlippe (siehe oben) abgebürstet werden können. Kleine, an der hinteren Wand des Rinneneinganges angebrachte, nach vorn gerichtete Zacken (Fig. 19) dürften ebenfalls zur Reinhaltung des Saugkanals beitragen. An eigentlichen Sinnesorganen ist die Mandibel ziemlich arm. In der Nähe der Spitze stehen winzige Grubenkegel (Fig. 19 *G.K*), die alle nach vorn gerichtet sind und möglicherweise dem Geschmackssinn dienen. Sie sind leicht mit den zahlreichen, die Mandibelwand durchsetzenden Drüsenkanälen *Dr* (Fig. 22) zu verwechseln. An der äußeren Beugeseite liegt dem Kanaleingang gegenüber eine der rätselhaften »Gruben ohne Kegel« (Fig. 19 *G*).

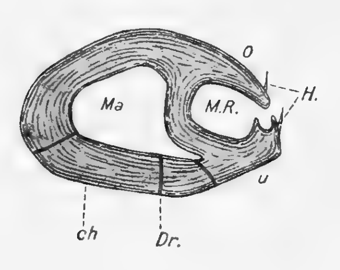


Fig. 22.
Querschnitt durch eine Mandibel einer abgestreiften Larvenhaut des dritten Stadiums von *Dytiscus marginalis* L. (Der Schnitt wurde auf halber Höhe der Mandibel geführt. Das Chitin *ch* ist dorsal und ventral auf der Innenseite der Mandibel in die beiden Leisten *o* und *u* ausgezogen, welche die Mandibelrinne *M.R.* einschließen; *H*, Borsten zur Abdichtung der Rinne; *Dr*, Drüsenkanal; *Ma*, Lumen der Mandibel. Stark vergrößert.)

Gegenüber den Mandibeln treten die Maxillen funktionell und dementsprechend auch in der Ausgestaltung ihrer Elemente weit zurück. Sie sind durch die Doppelfunktion der Mandibeln entlastet worden, spielen weder bei der Zerkleinerung der Beute noch bei ihrer Überführung in den Darm eine Rolle und sind zu reinen Organen des chemischen Sinnes umgestaltet. Die Laden sind dementsprechend reduziert, die Taster stark entwickelt.

c. Die Unterkiefer (maxillae I).

Die ersten Maxillen (Unterkiefer) (Fig. 10, 11, 12, 17 Mx_1, 23, 26 f und 34 Mx_1) sitzen zwischen den Mandibeln und der Unterlippe und in gleicher Höhe wie diese (s. Fig. 10, 17c und 21). Sie inserieren unter der Oberlippe am Vorderrande der ventralen Mundrinnenhälfte, sind ganz frei eingelenkt und drehen sich um einen kleinen Chitinhöcker des Epicraniums (Maxillarsklerit?), der von innen her in ihre Basis als Gelenkknopf hineingreift. Gestaltlich ähneln die Maxillen lebhaft den Fühlern des Tieres. Sie bauen sich aus einer Anzahl untereinander ziem-

lich gleichartiger, langzylindrischer Glieder auf. Die Homologisierung ihrer Elemente mit den Bestandteilen typisch gebauter Maxillen hat den Autoren dementsprechende Schwierigkeiten gemacht. Ich glaube indessen festgestellt zu haben, daß in der Maxille der *Dytiscus*-Larve fast alle Elemente eines normal gebauten Unterkiefers, wenn auch in stark modifizierter Form sich nachweisen lassen. Es sind an ihr zu unterscheiden:

Angelglied (cardo),
Stamm (stipes),
Tasterträger (palparium),
Taster (palpus maxillaris) und
äußere Lade (lobus externus).

In der Bezeichnung der Einzelabschnitte ist hier im Interesse der Einheitlichkeit aller in Marburg zurzeit in Arbeit befindlichen Dytiscusarbeiten der Nomenclatur EUSCHERS (1910) gefolgt, so daß homologe Elemente bei Imago und Larve gleichbezeichnet sind. Ob EUSCHER in der Deutung der morphologischen Natur der Organe stets das Richtige getroffen hat, ist allerdings zweifelhaft. Wo seine Auffassung mit neueren Arbeiten nicht in Einklang zu bringen ist, wurde im Text hier darauf hingewiesen (s. bei Palparium).

Fig. 23.

Rechte Maxille einer ausgewachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L., von unten gesehen. *s.m.* und *b.m.*, Sehnen des Streck- und Beugemuskels des Unterkiefers; *c*, Cardo; *s*, Stipes; *Pp*, Palparium; P_1, P_2, P_3, erstes, zweites und drittes Glied des Palpus maxillaris; *m*, Mala externa. Die angekreuzten Stellen (×) bezeichnen die Lage der »Gruben ohne Kegel«. Vergrößert.

Das Angelglied (cardo) (Fig. 21 und 23c) ist äußerst klein und wurde von allen Autoren mit Ausnahme von ERICHSON (S. 75) übersehen. Es sitzt als ein schuppenförmiges Plättchen an der Außenseite der Maxillenbasis und artikuliert einerseits mit dem Gelenkkopf des Epicraniums, andererseits mit dem Stipes, hat also seine ursprüngliche Bedeutung als Gelenkstück zwischen Kopfkapsel und Maxillarschaft beibehalten. An seiner Außenkante inseriert die den Streckmuskel des Unterkiefers tragende Sehne *s.m.* (Fig. 23).

Das Stammglied (stipes) (Fig. 21 und 23s) ist lang, schlank und walzenförmig, leicht einwärts gebogen, besitzt wenig erweiterte Enden, ist etwas länger als das zweite Antennenglied und doppelt so dick. Seine Wandung erscheint durchaus glatt, nur die Innenseite ist mit wenigen kurzen Grubenkegeln bestanden und außen finden sich in der distalen Hälfte ein bis zwei lange Tasthaare vor. Seine Basis läuft auf der Innenseite in die Sehne *b.m.* (Fig. 23) des Unterkieferbeugers aus.

Der Tasterträger (palparium) (Fig. 23 *Pp*) ist dem Stipes gerade aufgesetzt. Er ist nur wenig schwächer als dieser, doppelt so lang wie breit, glattwandig, aber mit ein paar Grubenkegeln besetzt. Es sei darauf hingewiesen, daß der hier als palparium bezeichnete Abschnitt vielleicht richtiger als Grundglied des somit viergliedrigen Tasters zu deuten ist. Die Nomenclatur Euschers ist hier indessen aus den schon genannten Gründen beibehalten (s. a. Berlese, Fig. 108).

Der Taster (palpus maxillaris) (Fig. 23 $P_{1, 2, 3}$) bildet die direkte Fortsetzung des Palpariums, ist gegen dieses nur wenig verjüngt, lang und schlank, und baut sich aus drei, an Länge und Stärke progressiv abnehmenden Gliedern ($P_{1, 2, 3}$) auf. Von jedem Schaftglied schnürt sich noch ein kurzzylindrisches Basalstück ab, das aus demselben Grunde wie die entsprechenden Gebilde der Fühler nicht als echtes Glied gezählt werden kann. Das Endglied der Taster läuft spitz aus. Ein Enddorn wie am Fühler ist entgegen Schiödtes Angaben (S. 304—308) nicht vorhanden. Dagegen ist die Tasterspitze auch hier in ein durchsichtiges, dünn chitinisiertes Sinnesfeld umgewandelt, auf dem sich eine Reihe kristallklarer Zapfen von verschiedener Länge erheben. Sie dürften Geschmacksreize vermitteln (s. Nagel a. a. O. S. 87 und Hochreuther S. 34—39, 42—48). Die wenigen, aber in Stellung und Zahl recht konstanten und sehr langen Borsten, die sich über den Taster verteilen, werden mechanischen Sinnen dienen. Ihre Anordnung ergibt sich aus der Fig. 23. Jedes Schaftglied trägt an den angekreuzten Stellen die eigentümlichen »Gruben ohne Kegel«.

Gegen den Taster treten die Laden (mala externa) (Fig. 23 *m*) an Masse so sehr zurück, daß sie den alten Autoren zu fehlen schienen. Erichson (1841 S. 75) entdeckte ihr Rudiment in einem kleinen, nur 0,2 mm langen zylindrischen bis ellipsoidischen Dorn (*m*), der neben dem Palpus am Stipes nach innen zu eingelenkt ist, und deckte damit die Morphologie der Maxille auf. Dieser Dorn ist aus unten näher zu bringenden Gründen als Mala externa zu deuten, während die innere Lade fehlt oder vollständig in den Stipes aufgegangen ist. An der Basis der dornförmigen äußeren Lade steht eine »Grube ohne Kegel«, auf der

dünn chitinisierten Endfläche erheben sich einige zartwandige Kegel. Bei der Nahrungsaufnahme wird der Dorn nach NAGEL (a. a. O. S. 86/87) in die Beute eingedrückt und dadurch die Bedeutung seiner Sinneszapfen als Geschmacksorgane wahrscheinlich gemacht.

In der folgenden Tabelle habe ich zum Vergleich die Längen der Maxillen und ihrer Elemente auf den drei Larvenstadien zusammengestellt. Die letzte Rubrik enthält die von MEINERT (S. 193) mitgeteilten Werte.

mm	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium	3. Stadium nach MEINERT
Gesamtlänge	3,2	4,35	5,8	5,5
Cardo	—[1]	—[1]	0,2	—[1]
Stipes	0,85	1,3	2	15
Palparium.	0,2	0,35	0,5	7,5
1. Tasterglied	0,65	0,8	0,2 + 1,1 = 1,3	31
2. Tasterglied	0,65	0,2 + 0,7 = 0,9	0,25 + 0,95 = 1,2	8 + 24 = 32
3. Tasterglied	0,7	0,2 + 0,6 = 0,8	0,25 + 0,55 = 0,8	8 + 18 = 26
Mala	0,15	0,2	0,2	8

d. Die Unterlippe (labium).

Die Unterlippe (labium) (Fig. 10, 11, 12 *li*, 17, 21 Mx_2, 24, 27 *f* u. 34 Mx_2) ist am wenigsten durch den Wechsel in der Art der Ernährung beeinflußt. Zwischen den ersten Maxillen erhebt sich frei unter der Mitte der Mundrinne ein querrechteckiges, vorn nur schwach eingebuchtetes Basalstück, das unterseits hornige, oben aber häutige, fleischige Palparium (Fig. 24 *Plpr*), das durch Verschmelzung der beiden Tasterträger entstanden ist. Das Mentum ist rudimentär (Fig. 27 f, *m*). Das Submentum fehlt ganz, und ebenso ist die Ligula vollständig rückgebildet. Unter den scharfen und überstehenden Vorderecken des Palpariums erheben sich auf stark gewölbten Hügeln, die mit mehreren kurzen aber starken und einer langen Borste besetzt sind, die schlanken,

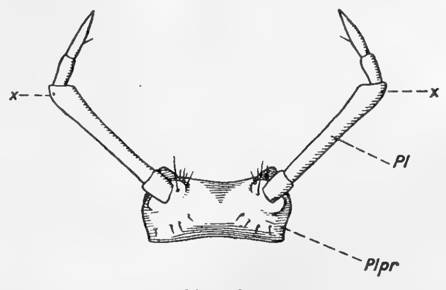


Fig. 24.

Unterlippe einer ausgewachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L., von unten gesehen. *Plpr*, Palparium; *Pl*, Palpus labialis. Die angekreuzten Stellen (×) bezeichnen die Lage der »Gruben ohne Kegel«. Vergrößert.

[1] Nicht meßbar.

zweigliedrigen Taster (*Pl*), die durch die Abschnürung von accessorischen Basalgelenken (vgl. oben die Fühler und die erste Maxille!) viergliedrig erscheinen. Das erste Glied ist walzenförmig, doppelt so lang als das zweite und distal außen mit einer »Grube ohne Kegel« besetzt (Fig. 24 ×), im übrigen kahl. Das zweite Glied ist pfriemenförmig, trägt auf der Innenseite im ersten Drittel eine kurze, starke Borste und auf dem dünnchitinisierten Endfeld wenige, wie es scheint immer vier, gleichgroße Geschmackskegel von der an den Fühlern und Maxillartastern angetroffenen Form. Die accessorischen Tasterglieder sind auf dem zweiten Stadium nur angedeutet und fehlen dem ersten Stadium ganz. Die folgende Tabelle bedarf keiner Erläuterung.

mm		1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium	3. Stadium nach MEINERT
Palpus labialis	Gesamtlänge . .	1	1,4	1,9	97
	1. Glied	0,6	0,8	0,2 + 1,05 = 1,25	10 + 50 = 60
	2. Glied	0,4	0,6	0,25 + 0,4 = 0,65	15 + 22 = 37
Mentum	Länge in der Mitte	0,2	0,3	0,5	35
	Länge an den Seiten	0,3	0,4	0,6	
	Breite	0,5	0,7	1,25	70

e. Vergleich der Mundwerkzeuge bei Dytisciden, Carabiden und ihren Larven.

Daß die larvalen Mundwerkzeuge in Gestalt und Funktion durchaus sekundäre Bildungen sind, kann wohl ebensowenig einem Zweifel unterliegen wie die Erscheinung, daß sich die Mundteile der Imago wenig von dem ursprünglichen Typus entfernt haben. Dieses Verhältnis ist für die phylogenetischen Beziehungen zwischen Jugendform und Geschlechtstier wiederum überaus bezeichnend. Wenn wir beide Organsysteme einem Vergleich unterziehen, so gelingt eine direkte Zurückführung der larvalen auf die imaginalen Mundwerkzeuge im Reiche der Dytisciden nicht. Die Carabiden und ihre Larven liefern aber auch hier, ihrer stammesgeschichtlichen Stellung entsprechend, die fehlenden Zwischenglieder. In Fig. 25, 26 und 27 ist eine Serie zusammengestellt, die von den Mundteilen der *Dytiscus*-Imago ohne Sprung zu denen seiner Larve führt. Die Organe sind alle gleich orientiert, nämlich von der Unterseite gesehen.

Wir betrachten zunächst die Oberkiefer (Fig. 25).

Daß die Mandibeln bei den Insekten heute ziemlich allgemein als bis auf die Coxae reduzierte Extremitäten aufgefaßt werden, sei kurz

vorweg bemerkt. Im übrigen bieten die Oberkiefer zwar gestaltlich weitgehende Unterschiede, besitzen aber fast durchweg die gleiche dicondylische Scharnier-Gelenkverbindung mit dem Cranium. So auch hier. Stets findet sich der ventrale Condylus *c.v*, um den sich die von

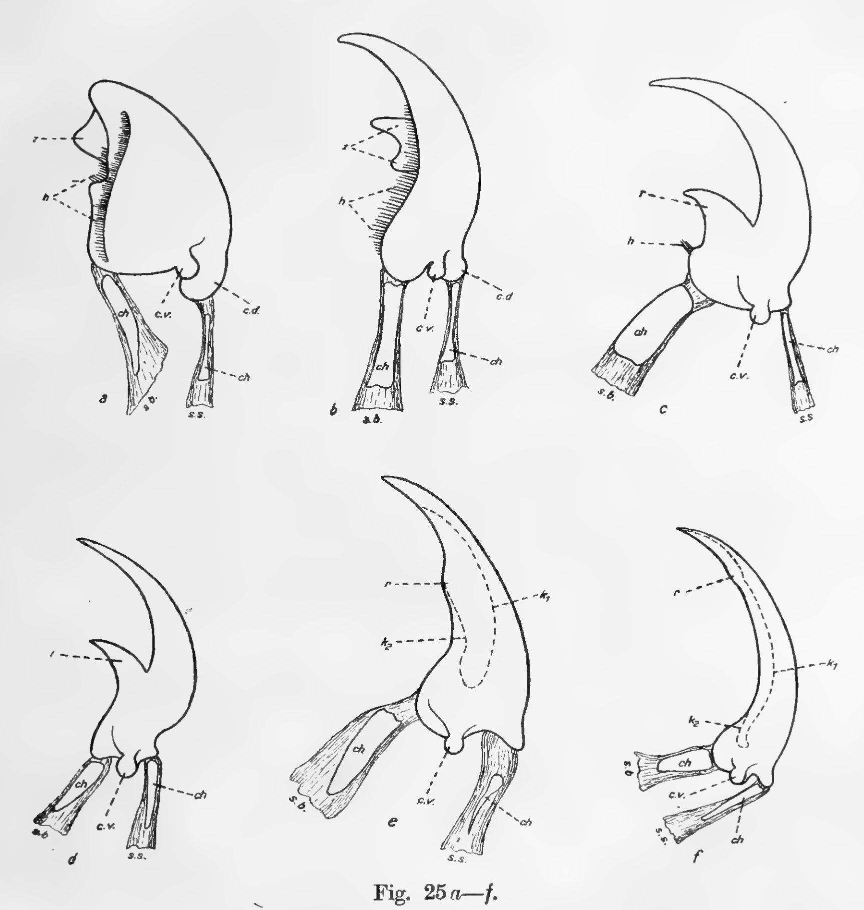


Fig. 25 *a*—*f*.

Linke Mandibeln, von unten gesehen. a) *Dytiscus marginalis* L., Imago; b) *Carabus coriaceus*, Imago; c) Carabidenlarve; d) *Nebria*, Larve; e) *Colymbetes fuscus* L., Larve; f) *Dytiscus marginalis* L., Larve. *c.d* und *c.v*, dorsaler und ventraler Gelenkknopf der Mandibel; *s.b.* und *ss*, die Sehnen des Mandibelbeugers und ihres Streckers mit den chitinösen Verstärkungsleisten *ch*: *h*, Haarbesatz der Mandibel; *z*, Kauzahn; *r*, Retinaculum; k_1 und k_2, äußere und innere Begrenzungslinie des Kanallumens der Mandibel. Schematisiert.

den Sehnen *s.b* (Flexor mandibulae) und *s.s* (Extensor mandibulae) bewegten Kiefer drehen. Durchweg sind diese Sehnen durch eingelagerte, dicke Chitinleisten *ch* verstärkt. Die dorsale Gelenkverbindung der Mandibeln, d. h. der in den vorderen Stirnrand eingreifende

Condylus *c.d*, ist nur in den Figuren 25a und 25b gezeichnet, bei den übrigen verdeckt, stets aber vorhanden. Demnach bewegen sich die Mandibeln der Dytisciden, der Carabiden und der Larven beider Familien in der gleichen Weise: sie drehen sich in der Frontalebene und

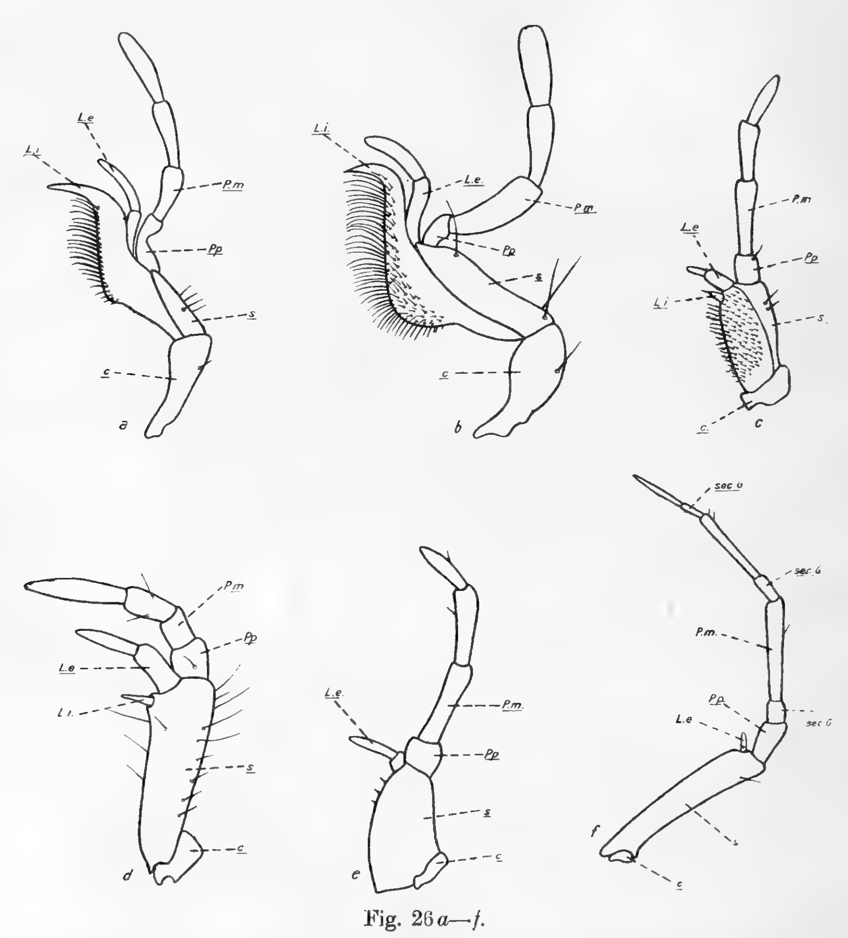


Fig. 26*a—f*.

Linke Maxillen, von unten gesehen. a) *Dytiscus marginalis* L., Imago; b) *Broscus cephalotes* L.; c) *Carabus*-Larve (Algier); d) *Nebria*, Larve; e) *Colymbetes fuscus*, Larve; f) *Dytiscus marginalis* L., Larve. *c*, Cardo; *s*, Stipes; *L.i*, Innenlade; *L.e*, Außenlade; *Pp*, Palparium; *Pm*, Palpus maxillaris; *sec. G*, sekundäre Basalglieder. Schematisiert.

nur in dieser. Eine ziemlich allgemeingültige Regel: Muskulatur und Gelenke zeigen sich den formwandelnden Einflüssen der Umwelt gegenüber resistenter als die Organe, die sie bewegen.

Hinsichtlich der Gestalt differieren die Mandibeln des Gelbrands (Fig. 25a) und eines Laufkäfers (Fig. 25b) nur wenig. Beide zeigen

auf der Kaufläche starke Zähne *z* und einen reichlichen Borstenbesatz *h*. Sie zerfleischen die lebende Beute und übergeben die abgerissenen Fleischstücke den Unterkiefern (Fig. 26a und b). Im ganzen macht der langgestreckte Oberkiefer von *Carabus* einen etwas ursprünglicheren Eindruck als das plumpe Beil von *Dytiscus*.

An den Unterkiefern (Fig. 26a und b) der beiden Käfer lassen sich keine wesentlichen Differenzen nachweisen. Sie bewegen sich

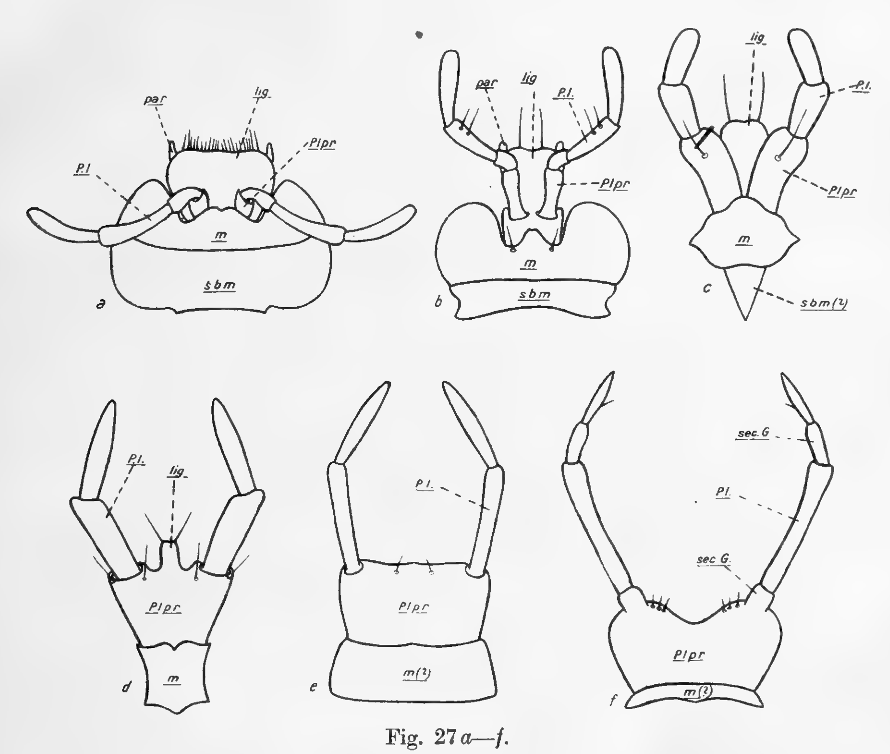


Fig. 27 *a—f*.

Unterlippen, von unten gesehen. a) *Dytiscus marginalis* L., Imago; b) *Broscus cephalotes* L., Imago; c) *Calosoma sycophanta* L., Larve; d) *Nebria*, Larve; e) *Colymbetes fuscus* L., Larve; f) *Dytiscus marginalis* L., Larve. *sbm*, Submentum; *m*, Mentum; *par*, Paraglossen; *lig*, Ligula; *Plpr*, Palparium; *sec. G*, sekundäre Grundglieder des Palpus labialis *P.l.* Schematisiert.

durch Vermittlung des Angelgliedes *c* in der Frontalebene, kauen und befördern mit der wohl ausgebildeten, dem Stamm *s* aufsitzenden inneren Lade *Li*, die grob zerkleinerte Nahrung in das weite Mundloch (Fig. 17a *F*), und kontrollieren sie mit den Tastern *L.e* und *P.m*. Der Grundtypus der Insektenmaxillen ist hier in Gestalt und Gliederung noch ziemlich rein erhalten, so daß die Auflösung in die Elemente cardo *c*, stipes *s*, palpus maxillaris (*P.m*), lobus externus (*L.e*) und Lobus internus

(*L.i*) keine Schwierigkeiten macht. Daß man darüber hinaus Homologien zur Krebsmaxille und zur Locomotionsextremität gesucht hat, z. B. den Cardo als Subcoxa, den Stipes nebst Laden als Coxalia und die 4 Glieder des Tasters als Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus gedeutet hat (vgl. Börner 1914, S. 682) kann hier nur angedeutet werden.

Die Unterlippe (Fig. 27a und b) bildet den Abschluß des Mundes nach unten zu (Fig. 17a Mx_2) und unterstützt mit den Tastern *P.l* die Nahrungsprüfung durch die Maxillarpalpen. Die Glossen (= innere Laden) sind zum Kauen gänzlich ungeeignet und zur Ligula lig. verschmolzen. Im übrigen besitzt die Unterlippe einen im Vergleich zu anderen Käfern ursprünglich zu nennenden Bau. Die Paraglossen (= äußere Laden) *par* sind noch gegen die Ligula deutlich abgesetzt, die Palparien *Plpr* haben ihre Selbständigkeit bewahrt, wenn sie auch eine unverkennbare Tendenz zur Verschmelzung mit der Ligula aufweisen. Das Mentum *m* ist von dem Submentum *sbm* durch eine tief eingerissene Sutur getrennt. Das Unterkinn *sbm* ist bei dem Carabiden scharf gegen die Schädelkapsel abgesetzt, neigt aber bei *Dytiscus* bereits so innig zur Verbindung mit den hinteren Kopfsegmenten, daß Euscher seine Begrenzungslinien übersah.

Im ganzen zeigen also die Mundwerkzeuge des Laufkäfers einen etwas ursprünglicheren Bau als die des Gelbrands.

Die Abbildungen c der Serien Fig. 25—27 geben die Mundwerkzeuge einer Carabidenlarve wieder. Sie sind im ganzen denen der Imago ähnlich, zeigen aber im einzelnen doch nicht unbedeutende Abweichungen.

Der Oberkiefer der Carabidenlarve (Fig. 25c) ist gegen den der Imago (Fig. 25b) insofern different gestaltet, als die Zahl der Zähne auf einen (*r*, Retinaculum) und die Borsten auf ein kleines Büschel *h* an der Basis reduziert sind. Die hakenförmig gekrümmte Spitze des Kiefers durchbohrt das Opfer. Das Retinaculum *r* ergreift die zermalmten, durch ausgebrochenen Magensaft halb verdauten Beutestücke und drückt sie in die spaltförmige Mundöffnung (Fig. 17b *F*) hinein, welche den halbflüssigen Nahrungsbrei dem Schlunde zuführt. Das Retinaculum nimmt also den Unterkiefern hier einen Teil ihrer Aufgabe ab. Es entlastet insbesondere die Kauladen, die dementsprechend eine Reduktion erfahren.

Die innere Lade der Maxillen (Fig. 26c *L.i*) ist bis auf ein mit einem kleinen Sinnesdorn ausgerüstetes Glied obliteriert oder in den

Stipes aufgegangen. Der Lobus externus *L.e*, welcher bereits bei der Imago mehr ein Sinnesorgan als eine Kaulade darstellt, hat seine Gestalt ziemlich bewahrt. Der Palpus maxillaris *P.m* ist unbeeinflußt, und auch der Stipes *s* hat sich wenig verändert. Der Cardo *c* ist verkürzt, die Beweglichkeit somit etwas eingeschränkt. Die Maxillen sind zur Zerkleinerung der Nahrung nicht mehr geeignet. Sie tragen auch zum Transport der präoral aufgeweichten Stoffe nur noch wenig bei, versperren vielmehr durch ihren Haarbesatz ungelösten Partikeln den Übertritt in den Saugmund und beginnen, sich zu Geschmacksorganen auszugestalten.

Die Unterlippe (Fig. 27c Mx_2) ist gegen die der Imago wenig verändert, wenn man von der fortschreitenden Reduktion der Laden absieht. Die Paraglossen lassen sich nicht mehr nachweisen. Die Zunge *lig* ist durchaus unpaar und klein. Das beim geschlechtsreifen Tier gegen das Mentum *m* noch gut abgegrenzte Submentum *sbm* zeigt die Tendenz zu obliterieren und läßt sich kaum noch sicher nachweisen.

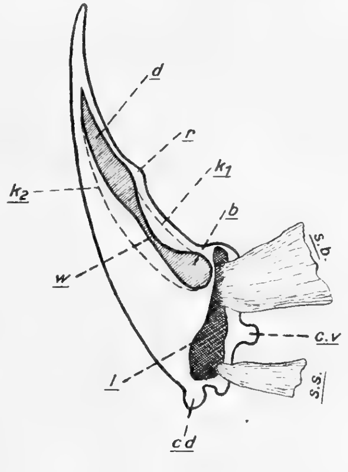


Fig. 28.

Linke Mandibel der Larve von *Colymbetes fuscus* L., schräg von oben von der Innenseite gesehen. *c.d* und *c.v*, dorsaler und ventraler Gelenkknopf der Mandibel; *s.s* und *s.b*, Sehnen des Streckers und des Beugers; *l*, Lumen der Mandibel; *d*, *w*, *b*, Lumen der Mandibelrinne k_1—k_2; *r*, Retinaculum. Schematisiert.

Die Skizzen *d* der Serie Fig. 25/27 geben die Mundwerkzeuge einer anderen Carabidenlarve (*Nebria*) wieder. Sie sind den besprochenen der Larve von *Carabus coriaceus* und *Broscus cephalotes* ähnlich, vertreten aber doch im ganzen einen etwas abgeleiteteren Typus.

An den Mandibeln (Fig. 25d) ist das Haarbüschel *h* und damit der letzte Rest des dichten Haarbesatzes, den wir bei der Imago von *Carabus* antrafen, geschwunden. Das Organ ist, im ganzen genommen, schlanker als das der Fig. 25c, im Querschnitt mehr kreisförmig und stärker gekrümmt. Funktionell unterscheidet es sich von dem Kiefer der Carabinenlarve wenig. Auch hier durchbohrt die Spitze die Beute und das Retinaculum *r* schiebt die Nahrung dem kleinen Munde zu.

Bei den Maxillen (Fig. 26d) hat die bereits bei der *Carabus*-Larve angedeutete Tendenz, dieses Extremitätenpaar zu einem reinen Sinnes-

organ umzugestalten, große Fortschritte gemacht. Die innere Lade ist bis auf einen starken Dorn *L.i* in den Stipes *s* eingeschmolzen. Die äußere Lade *L.e* ist ein typischer Taster geblieben, der dem wohlgegliederten Palpus maxillaris *P.m* funktionell gleichwertig zu sein scheint. Der Stipes *s* zeigt nur noch spärlichen Borstenbesatz, ist schlanker als bei der *Carabus*-Larve und hat sich von den direkten Beziehungen zum Munde emanzipiert. Die Maxille der *Nebria*-Larve ist ein Geschmacks- und Tastorgan.

Die Unterlippe (Fig. 27d) hat den bei *Carabus* angenommenen Charakter ziemlich bewahrt, nur zeigen die Palparien *Plpr* das Bestreben, miteinander sich zu einem unpaaren Stück zu verbinden und in dieses auch die Reste der Ligula *lig* einzuschmelzen. Das Mentum *m* ist wohl abgegrenzt. Ein Submentum fehlt.

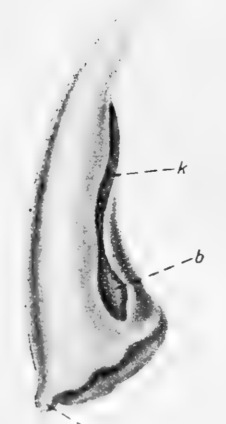


Fig. 29.
Linke Mandibel von *Colymbetes fuscus* L., von oben gesehen. *c.d*, dorsaler Gelenkknopf der Mandibel; *k—b*, Mandibelrinne. Vergrößert.

Die folgenden Figuren unserer drei Serien führen uns von den landlebenden Carabiden zu den das Wasser bewohnenden Larven der Dytisciden. Der Milieuwechsel scheint eine weitere Ausgestaltung der bei den Carabidenlarven eingeleiteten saugenden Art der Nahrungsaufnahme begünstigt zu haben. Die bereits bei den Jugendstadien der Laufkäfer ziemlich kleine Mundöffnung wird weiter reduziert, die Nahrung wird in flüssigem Zustande vom Pharynx in die Mundhöhle gepumpt und gleichzeitig werden die Mandibeln zur Vervollständigung des Saugmechanismus mit herangezogen.

Die Figuren 25—27e geben die Mundwerkzeuge der Larve von *Colymbetes fuscus* L. wieder.

Die auffälligste Veränderung an der Mandibel (Fig. 25e) ist neben der starken Reduktion des Retinaculums *r* das Auftreten einer durch die punktierte Linie k_1, k_2 angedeuteten Rinne. Diese Rinne beginnt, wie ein Blick von oben (Fig. 29) oder seitlich von oben (Fig. 28) auf die Mandibel lehrt, in der Nähe der Spitze des Kiefers (s. Fig. 28 ***d***), ist in der Mitte durch die aufgebogenen Seitenränder der Mandibeln unvollständig überdacht (Fig. 29 und Fig. 28 *w*) und liegt an der Basis wieder frei zutage (***b***). Sie geht hier in die weit nach den Seiten des Kopfes zu ausgezogene Mundrinne über. Die präoral durch ausgebrochenen Nahrungssaft verdaute und verflüssigte Nahrung fließt also zum größten Teil nicht mehr direkt in den Mund, sondern sie wird diesem durch den Kanal

dwb zugeleitet. Die Mandibeln ergreifen und töten das Opfer und unterstützen die Überführung des flüssigen Speisebreies in die Mundhöhle.

Die Unterkiefer (Fig. 26e) weisen gegenüber denen von *Nebria* nur wenig Besonderheiten auf. Das Angelglied *c* ist zu einem Halbring auf der Außenseite der Kieferbasis reduziert. Der Stipes *s* hat seinen Borstenbesatz eingebüßt, die innere Lade fehlt ganz, die äußere Lade *L.e* ist an ihre Stelle getreten, geht aber dem gleichen Schicksal entgegen. Sie hat zwar ihre Zweigliedrigkeit noch bewahrt, tritt aber gegenüber dem mächtig sich entwickelnden Taster *P.m* bereits sehr stark zurück. Die Maxillen haben jede Beziehung zur Verarbeitung der Nahrung verloren. Sie dienen ausschließlich dem chemischen Sinn.

Die Unterlippe (Fig. 27e) zeigt die Tendenz, sich in gleichem Sinne umzugestalten. Das Submentum ist vollständig obliteriert, das Mentum *m* nicht mehr mit Sicherheit zu identifizieren, die Palparien sind miteinander zu einer ungeteilten Platte *Plpr* verschmolzen, die Taster *P.l* wohl entwickelt, die Ligula restlos rückgebildet.

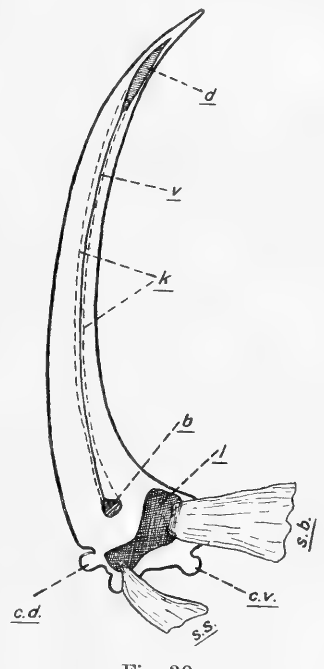


Fig. 30.

Linke Mandibel der Larve von *Dytiscus marginalis* L., schräg von oben aus von der Innenseite gesehen. Die punktierte Linie *k* bezeichnet die Wandung der sich an der Mandibelspitze in dem Längsspalt *d*, an der Basis in dem Porus *b* öffnenden Mandibularrinne, die im übrigen durch ihre, in der Naht *v* aneinanderstoßenden Seitenränder zum Rohr geschlossen ist. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 25a und in Fig. 28. Schematisiert.

Von dem zuletzt beschriebenen Typus bis zu den Mundwerkzeugen der Larve von *Dytiscus* (Fig. 25, 26, 27 f) ist nur noch ein Schritt.

Die Mandibeln (Fig. 25 f) sind sehr lang, schlank, spitz und sichelförmig, zeigen nur noch Spuren des Retinaculums *r* und sind also ausgezeichnete Werkzeuge zum Fangen und Durchbohren der Opfertiere. Die an ihrer Innenseite entlang ziehende Rinne ist dadurch, daß sich die aufgebogenen Seitenränder in der Naht *v* (Fig. 30) innig aneinanderlegen, zum Rohr geschlossen. Nur an der Spitze bleibt ein schmaler Spalt *d*, ein zweiter *b* öffnet sich an der Basis in die seitlichen Poren der Mundhöhle. Der Mund selbst ist vollständig geschlossen.

Die Nahrung gelangt durch den Porus *d* in den Mandibelkanal und tritt aus der Öffnung *b* direkt in die Mundrinne über. Die Mundöffnung ist physiologisch gesprochen an die Spitze der Mandibeln verlegt.

Die Unterkiefer (Fig. 26 f) sind so stark umgestaltet, daß ihre Elemente nur vergleichend anatomisch sichergestellt werden können. Der Cardo ist bis auf ein kleines Schüppchen *c* geschwunden. Der lange, schlanke Stipes *s* bildet zusammen mit dem Taster *Pm* ein antennenartiges Gebilde, dessen Eigenbeweglichkeit durch Abgliederung sekundärer Grundglieder *sec. G* erhöht ist. Die äußere Lade ist zu dem Sinnesdorn *L.e* reduziert. Eine Mala interna fehlt wie bei *Colymbetes*. Die Maxille ist ausschließlich Sinnesorgan.

Die Unterlippe (Fig. 27 f) hat eine weitere Reduktion der Basalstücke erfahren. Das Mentum war bereits bei *Colymbetes* nur noch schwer sicherzustellen. Bei *Dytiscus* fehlt es, wenn nicht eine schmale weichhäutige Zone *m*, die die Unterlippe mit dem Epicranium verbindet, als sein Rudiment anzusprechen ist. Gut erhalten bleibt als Basalstück nur das unpaare Verschmelzungsprodukt *Plpr.* der Palparien und der Laden. Ihm sitzen die wohl entwickelten Taster *P.l* auf, die sich durch sekundäre Grundglieder *sec. G* weiter ausgegliedert haben. Auch die zweiten Maxillen sind reine Sinnesorgane.

Zur Vervollständigung unserer Reihen seien hier einige Bemerkungen beigefügt, um die innigen Beziehungen zwischen Carabiden und Dytisciden noch stärker zu betonen. An den Mandibeln der Dytiscidenlarven ist das Retinaculum zuweilen noch sehr wohl und besser entwickelt als bei *Colymbetes*, so z. B. bei *Hydroporus*. Meinert bildet die Larve von *Hydroporus erythrocephalus* L. ab und zeichnet an der Innenseite des Oberkiefers einen deutlich abgesetzten stumpfen Zahn. Bei einer anderen Gattung der Schwimmkäfer — *Acilius* — tritt auch noch der Vorsprung mit dem Borstenpinsel *a* wieder auf, den wir bei der Larve von *Carabus* (Fig. 25c) kennen lernten. Die Jugendform des Furchenschwimmers hat auch anderweitig noch primitive Charaktere bewahrt. Der Stipes der Unterkiefer ist ladenartig verbreitert, wie bei der Larve von *Carabus* auf der Innenseite dicht mit starken Borsten besetzt und so mächtig entwickelt, daß der Taster ganz zurücktritt. An der Unterlippe hat das Mentum seine Selbständigkeit bewahrt und sogar die Laden sind, wenn auch eigentümlich modifiziert, getrennt entwickelt. Der Mund ist bei *Acilius* nicht fest verriegelt wie bei *Dytiscus*. In der Regel scheint das Tier zwar seine Nahrung mit Hilfe des Mandibelkanals aufzunehmen, es kann aber auch den Mund

öffnen und nicht verflüssigte Beutestücke verzehren, wenn DE GEER richtig beobachtet hat, als er eine Larve eine Wasserassel restlos sich einverleiben sah. Bei *Cybister*, einem sonst recht abgeleiteten Dytiscidengenus, fand ich die Palparien der Unterlippe noch unverschmolzen, so daß die Taster fünfgliedrig erscheinen (s. Fig. 35a und b: *Plpr*). EICHELBAUM (1902) hat in seiner Studie über die Maxillarladen der Coleopterenlarven auch die Dytisciden mit herangezogen und weitgehende Unterschiede im Bau dieser Organe innerhalb der Familie festgestellt. Große, zweigliedrige Außenladen fand er bei *Laccophilus*, *Agabus*, *Ilybius* und *Colymbetes*.

Treffen wir somit unter den Dytisciden-Larven solche, welche die Unterschiede gegen die Carabiden zu verwischen scheinen, so soll, um diese Betrachtungen abzuschließen, doch auch darauf aufmerksam gemacht werden, daß andererseits Typen vorkommen, die auf dem von den Schwimmern beschrittenen Wege noch weiter gegangen sind als *Dytiscus*. Bei *Cybister* sind die Maxillen ganz ähnlich gestaltet wie bei *Dytiscus*. Es findet sich aber keine Spur der Laden mehr vor (s. Fig. 35a: Mx_1). Das gleiche gilt nach EICHELBAUM (a. a. O.) für *Hydroporus* und *Hyphidrus*. Mala externa und Mala interna sind restlos obliteriert. Für *Hydroporus* gilt diese Angabe unter Hinzufügung, daß hier auch Stipes und Palparium in Rückbildung begriffen sind. Der Taster allein ist wohl entwickelt (vgl. MEINERT 1901, Tab. II, Fig. 28). Bei *Cybister* ist der Taster durch sekundäre Gelenke noch weiter aufgeteilt, so daß die Maxille zehngliedrig erscheint und eine überraschende Ähnlichkeit mit dem Fühler der Imago erhält (s. Fig. 35a: Mx_1).

Das Resultat unserer Untersuchungen zusammenfassend dürfen wir feststellen, daß sich die Mundteile der *Dytiscus*-Larve gestaltlich und physiologisch ungezwungen von den bei den Carabiden vorliegenden Verhältnissen ableiten lassen. Die Vorfahren des Gelbrands werden im Jugendstadium allmählich von der festen zur präoral verflüssigten Nahrung übergegangen sein. Die oralen Anhänge verloren die Charaktere der kauenden Mundwerkzeuge. Die Maxillen wurden zu Organen des chemischen Sinnes, während die Kauladen obliterierten; die Mandibeln bildeten die Zähne zurück und beschränkten sich darauf, das Opfer zu ergreifen und dem Mundloch zuzuführen, wo es präoral verdaut und dann eingesogen wurde. Später — wahrscheinlich im Anschluß an den Milieuwechsel — kam die Mundöffnung zur Rückbildung und die Nahrung wurde durch einen in den Mandibeln sich

anlegenden Kanal den seitlichen Öffnungen der Mundhöhle zugeleitet.

f. Die Mundhöhle.

Die Mundhöhle bildet den Vorhof zum eigentlichen Verdauungstractus. Sie ist physiologisch genommen dem Vorderdarm zuzurechnen, soll aber wegen ihrer innigen Beziehungen zum Kopfskelett und zur Klärung ihrer morphologischen Natur hier ihre Darstellung finden.

Wir bezeichnen als Mundhöhle der Insekten den zwischen Mund- und Schlundrohr gelegenen, mehr oder weniger umfangreichen Darmabschnitt, der seitlich von den Mundwerkzeugen, oben vom Epipharynx und unten vom Hypopharynx begrenzt wird (s. Fig. 33a).

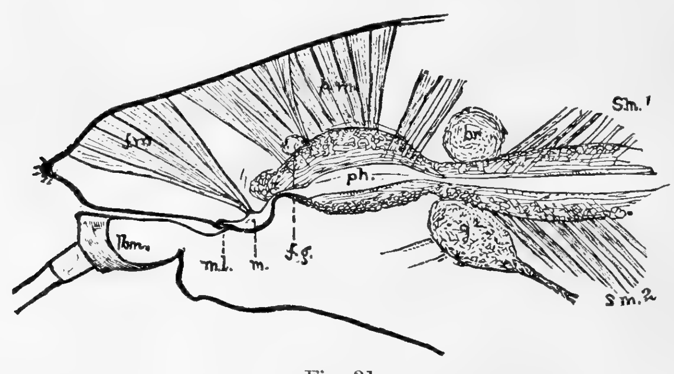


Fig. 31.

Sagittalschnitt durch den Kopf einer *Dytiscus*-Larve. *m.l*, Verschluß der Mundhöhle *m*; *ph*, Pharynx; *lbm*, Labium; *f.m*, Frontalmuskel; *p.m*, $S.m_1$ und $S.m_2$, Muskulatur des Vorderdarms; *f.g*, Frontalganglion; *br*, Oberschlundganglion; g_2, Unterschlundganglion. Nach Burgess.

Der Epipharynx bildet also das Gaumendach. Er ist morphologisch nicht als selbständiger Abschnitt zu deuten, sondern als die mit einer festen Chitinmembran bekleidete Unterseite des Labrum und des Clypeus. Irgendwelche Längs- oder Quersuturen, die auf eine segmentale Bedeutung des Epipharynx hindeuten könnten, fehlen. Dagegen finden sich häufig die wichtigsten Geschmackszäpfchen der Insekten am Gaumendach lokalisiert, so auch bei der Imago von *Dytiscus* (s. Rungius 1911 S. 190, Hochreuther 1912 S. 70—82).

Der Hypopharynx bildet den Boden der Mundhöhle, ist zuweilen hochdifferenziert (Lingua der Dipteren usw.), und verdient darum besonderes Interesse, weil er nach neueren Untersuchungen (Hansen 1893, Heymons 1897, Folsom 1899 S. 7—40 und 1900 S. 87—157, (Carpenter und Dowell 1912 und Mangan 1912) vielleicht nicht

einfach als die innere Chitinbekleidung der Unterlippe, sondern als ein in das Labium eingeschmolzenes siebentes Kopfsegment aufzufassen ist. Zuweilen auftretende paarige Anhänge vor dem Hypopharynx (Maxillulae Hansen, Paraglossae Meinert, Grassi, Oudemans) werden als die Gliedmaßen dieses zwischen Unterkiefer und Unterlippe sich einschiebenden, stark reduzierten ursprünglich 5. (Börner 1914 S. 691) Segments gedeutet. Bei den Käfern ist der Hypopharynx in der Regel gering entwickelt und schien bis vor kurzem derartiger Anhänge zu entbehren. Er bekleidet als unsegmentierte, chitinöse Membran die Innenseite der Unterlippe und geht kontinuierlich in den Epipharynx über. Die Mundhöhle erscheint demnach bei den Coleopteren im Normalfall als ein kurzes mit Chitin ausgekleidetes zylindrisches Rohr.

Bei der Larve des Gelbrands hat indessen die Art der Nahrungsaufnahme auch den Mund in hohem Grade gestaltlich beeinflußt.

Nach der Entdeckung des Saugkanals in den Mandibeln durch Swammerdam (1669) sprachen die Autoren der *Dytiscus*-Larve lange Zeit den Besitz einer Mundöffnung ab und nahmen, gestützt auf die Darstellungen von Rösel, Erichson (1832 S. 14), Lacordaire (1834 S. 407), Westwood (1839 Bd. I S. 100), Schiödte (1840 S. 396 und 1864 S. 155, Ratzeburg, v. Siebold (1848 S. 592) und Thomson (1860 Bd. II S. 1—2) an, daß die Mandibularkanäle sich direkt in den Pharynx öffnen. Erst Meinert entdeckte, daß weder der Mund noch die Mundhöhle der Larve fehlen, und verteidigte in temperamentvoller Weise seinen Standpunkt gegen Schiödte (1879—1880 und 1883). Wenig später (1882) brachte eine Arbeit des Engländers Burgess die Bestätigung der Auffassung Meinerts und gleichzeitig eine gründliche und einwandfreie Darstellung der Mundhöhle. Auf den morphologischen Wert ihrer Elemente geht Burgess nicht ein. In dieser Richtung gab Rungius (1911) eine Ergänzung, ohne sich indessen auf Einzelheiten einzulassen, und auch eine kürzlich erschienene kleine Arbeit Mangans (1912) beschränkt sich auf die Diskussion einzelner Teile der Mundhöhle, so daß eine unsere Kenntnisse zusammenfassende und erweiternde Darstellung erwünscht erscheint.

Wir sahen bereits weiter oben, daß die Imagines der Dytisciden und Carabiden (Fig. 17a) im Besitz einer weiten, etwa kreisförmigen Mundöffnung sind, daß diese bei den Carabidenlarven (Fig. 17b) in einen breiten Spalt ausgezogen ist und daß bei der *Dytiscus*-Larve dieser sich über die ganze Kopfbreite hinziehende Spalt bis auf einen kleinen Porus jederseits (Fig. 17c *F*) zugeklemmt ist. Dieser Mundverschluß kommt dadurch zustande, daß sich die heruntergeschlagene Oberlippe

(Fig. 18c *Labr* und Fig. 33c *l*) mit ihrem freien Rande fest auf den Hypopharynx (*Gl* in Fig. 18c und *Hph* in Fig. 33c) auflegt und mit diesem verhakt. Der Hypopharynx ist (s. Fig. 31 und *Mv* in Fig. 33c) mit einer nach vorn einspringenden stark chitinisierten Querfalte ausgerüstet, die sich um den aufwärts gekrümmten Vorderrand des Labrums herumlegt. Fig. 32 zeigt den Mundverschluß bei stärkerer Vergrößerung. Durch diese, sich über die ganze Kopfbreite erstreckende Verhakung der Oberlippe mit dem Hypopharynx wird die Mundhöhle nach vorn zu abgesperrt, der primäre Mund also geschlossen. Da die Larve, wie RUNGIUS (1911 S. 220ff.) nachwies, nicht im Besitz einer für diese Zwecke geeigneten Muskulatur ist, ist sie zu einer eigenmächtigen Öffnung des Mundverschlusses nicht imstande. Das Tier kann also unter keinen Umständen feste Nahrung aufnehmen.

Eine Verallgemeinerung auf alle Dytiscidenlarven läßt dieser Satz aber nicht zu. Bereits DEGEER beobachtete z. B., daß eine *Acilius*-Larve eine Wasserassel mit ihrem Chitinpanzer verzehrte. Ich konnte auf Längsschnitten feststellen, daß bei dieser Larve der Mund zwar in der Regel fest zugepreßt, aber nicht verklemmt ist, so daß die oft bezweifelte Angabe DEGEERS allen Glauben verdient. Wir hatten bereits oben Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß die Larve des Furchenschwimmers in mancher Beziehung primitivere Charaktere als andere Dytisciden bewahrt hat. Es ist anzunehmen, daß auch andere Dytisciden noch zur Aufnahme fester Nahrung befähigt sind. In dieser Richtung ist die Angabe BALFOUR-BROWNES (1913 S. 5) recht bemerkenswert, daß bei *Dytiscus lapponicus* Gyllh. der Mundverschluß aufspringt, wenn die Larve die Mandibeln weit öffnet. Eine Nachprüfung dieses Befundes war mir aus Materialmangel nicht möglich. Ich konnte nur konstatieren, daß bei *Dytiscus marginalis* L. der Mundverschluß sich unabhängig von allen Bewegungen der Mandibeln erhält.

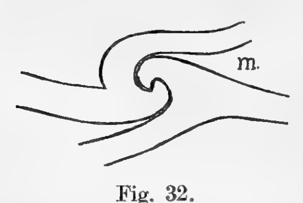


Fig. 32.
Sagittaler Längsschnitt durch den Verschluß der Mundhöhle *m*. Nach BURGESS.

Der Verschluß bleibt sogar beim Abstreifen der Larvenhäute intakt, obgleich an seine Stabilität bei diesem Prozeß recht erhebliche Anforderungen gestellt werden. Ich befinde mich bei diesen Angaben in Gegensatz zu RUNGIUS (1911 S. 221), der angibt, daß bei jeder Häutung die Verschlußleisten auseinandergleiten. Der Häutungsprozeß spielt sich im wesentlichen so ab, wie RUNGIUS angibt. Die Hypodermis löst sich von dem alten Chitin ab. Die junge Chitinschicht ist weich und leicht

zu deformieren. Sie setzt dem Zug der Dilatatoren keinen Widerstand entgegen und weicht von der alten Intima zurück. In diesem Moment



Fig. 33 *a—c*.

Mediane Längsschnitte durch den Vorderkopf einer a) *Dytiscus*-Imago; b) Carabidenlarve (Exotische Form, Port Elizabeth); c) *Dytiscus*-Larve. *F*, Frons; *cl*, Clypeus, *l*; Labrum; *Eph*, Epipharynx; *Eph* (*G*), Gaumenwulst; *Hph*, Hypopharynx; *Hph* (*G*), Zungenwulst; *Sb*, Schlundbügel; *lbi*, Labium; *P.l*, Palpus labialis; *g*, Gula; *M*, Mund; *Mh*, Mundhöhle; *Ph*, Pharynx; *Vh*, Vorhof der Mundhöhle; *Mv*, Mundverschluß; *x*, chitinöse Verstärkungsleiste im Dache der Mundhöhle. Schematisiert.

ist also der Larvenmund offen (s. Rungius Fig. 33) und erlaubt der mit der alten Cuticula verbundenen Intima des Vorderdarms den

Austritt. Die Larve zieht nach hinten zu den weichen Kopf aus der alten Haut heraus, diese selbst verändert aber in keiner Weise ihre Gestalt: der Mundverschluß bleibt in der alten Cuticula erhalten, während er sich in der jungen erst erneut bilden muß. Er vollzieht sich gleichzeitig mit der Abplattung des Kopfes und ist bereits nach einigen Minuten wieder hergestellt. In der Zwischenzeit frißt das Tier aber nachweislich niemals. Die Larve des Gelbrands ist also im Gegensatz zu anderen Dytiscidenlarven zur selbsttätigen Öffnung des Mundes und zur Aufnahme fester Nahrung nicht befähigt.

Der Verschluß des Mundes, mehr noch aber die exzentrische Einlenkung der Mandibeln haben die Mundhöhle in Mitleidenschaft gezogen.

Die Mundhöhle tritt uns bei der Imago der Dytisciden (Fig. 33a) in der Normalform, d. h. als kurzes, nach vorn und hinten offenes Rohr entgegen, dessen Lumen durch dorsal (Gaumenwulst Fig. 33a *Eph* [*G*]) und ventral (Lingua *Hph* [*G*]) vorspringende Falten stark eingeengt wird, bei der Nahrungsaufnahme aber einer bedeutenden Erweiterung fähig ist, so daß auch grobe Brocken den Schlund passieren können. Die gleichen Verhältnisse liegen bei den Laufkäfern vor.

Bei den Larven der Carabiden (Fig. 33b) beobachten wir eine Abflachung der Mundhöhle unter gleichzeitiger Verbreiterung: ihre Seitenteile sind den auseinander weichenden Mandibeln gefolgt und etwas zipfelförmig ausgezogen, Epipharynx *Eph* und Hypopharynx *Hph* sind einander genähert. Das Lumen der dadurch zu einem breiten Querspalt abgeflachten Mundhöhle *Mh* wird durch dorsal und ventral aufgestellte, nach vorn gerichtete Reusenhaare (vgl. Fig. 33b) weiter verengt, so daß festen Nahrungsteilen der Eintritt erschwert wird. Die dünne und daher nachgiebige Intima des Epipharynx und des Hypopharynx dürfte indessen unter Umständen auch das Verschlucken gröberer Nahrungsbrocken gestatten.

Die Mundhöhle der *Dytiscus*-Larve (s. Fig. 33c) bereitet, für sich betrachtet, der Deutung einige Schwierigkeiten, läßt sich aber ziemlich leicht verstehen, wenn man sie mit den bei den Carabiden vorliegenden Verhältnissen vergleicht und annimmt, daß die bei diesen Larven eingeleitete Umformung der imaginalen Mundhöhle in der gleichen Richtung weitere Fortschritte gemacht hat. Die lateralen Zipfel der Mundhöhle sind noch stärker ausgezogen, etwas nach vorn vorgezogen (s. Fig. 34) und erreichen die seitlichen Vorderecken des Kopfes da, wo die Mandibeln eingelenkt sind. Epipharynx *Eph* und Hypopharynx *Hph*

(Fig. 33c) sind einander fast zur Berührung genähert, so daß die Mundhöhle zu einem sehr breiten, aber gleichzeitig sehr niedrigen Querspalt reduziert wird. Die wichtigste Neuerwerbung besteht aber in der durch den Mundverschluß *Mv* vollzogenen Absperrung der Mundhöhle *Mh* nach vorn zu. Streng genommen liegt dieser Verschluß nicht an der Stelle des primären Mundes (*M*), sondern etwas hinter diesem, so daß (vgl. Fig. 33b mit 33c) durch den sogenannten »Mundverschluß« die Mundhöhle in einen vorderen, physiologisch damit bedeutungslos werdenden Vorhof *Vh* und einen hinteren Abschnitt *Mh* aufgeteilt wird. Nur den letzteren werden wir im folgenden weiter als Mundhöhle bezeichnen.

Vorn ist die Mundhöhle durch den Mundverschluß somit gerade abgeschnitten (s. Fig. 34). An der Rückwand trägt sie zwei dorsoventral stark abgeflachte, fast blattförmige Aussackungen *Mpr* (Fig. 34), die nach oben zu in die Schädelhöhle zurückspringen. Zwischen und an diesen beiden Anhängen inseriert der Pharynx *Ph*, der somit auf der langen Querachse der Mundhöhle senkrecht steht.

Das Dach der Mundhöhle wird in ihrem ganzen Bereich von dem Epipharynx *Eph* gebildet. Dieser ist im Vergleich zu den Nachbarbezirken dünnhäutig und membranös zu nennen. Nur der First des Daches wird von einer festen Chitinleiste (*x* in Fig. 33c) gebildet, an der ein die Mundhöhle öffnender mächtiger Frontalmuskel inseriert.

Der Boden der Mundhöhle ist dem Hypopharynx *Hph* zuzurechnen, der in diesem Bezirk sehr stark chitinisiert ist, während er im Bereich des Vorhofes *Vh* nur eine dünne, leicht zerreißende Membran vorstellt. Diese Verteilung des Chitins und die innige Verhakung des Mundverschlusses erklärt es, daß bei der Aufspaltung abgestreifter Häute stets die ganzen ectodermalen Vorderdarmpartien an dem Frontalschild mit dem ihm angehängten Labrum fixiert bleiben, während die Mundwerkzeuge an der unteren Hälfte der Kopfkapsel haften.

Die Rückwand der seitlichen Mundhöhlenzipfel wird in den medianen Regionen vom Epipharynx und Hypopharynx gemeinsam bestritten, in der Nähe der Mandibeln findet sich aber ein eigentümliches Chitinstück in das Mundrohr eingebaut, auf das kürzlich Mangan (1912) aufmerksam gemacht hat. Es tritt uns entgegen als ein blattförmiges Plättchen (Fig. 34 *spl*), das sich von oben ein wenig über das Dach des Mundrohrs legt, dann nach unten zu umbiegt, um den rückwärtigen Abschluß der Mundhöhle zu bilden und schließlich nach unten zu frei ausläuft, um sich an der Gelenkbildung für die Mandibel zu beteiligen. Während die nach den Seiten des Kopfes zu gerichteten Teile

dieses Stückes frei auslaufen und etwas nach hinten und unten zurückspringen (vgl. Fig. 34), sind die mittleren Partien innig mit dem Hypo-

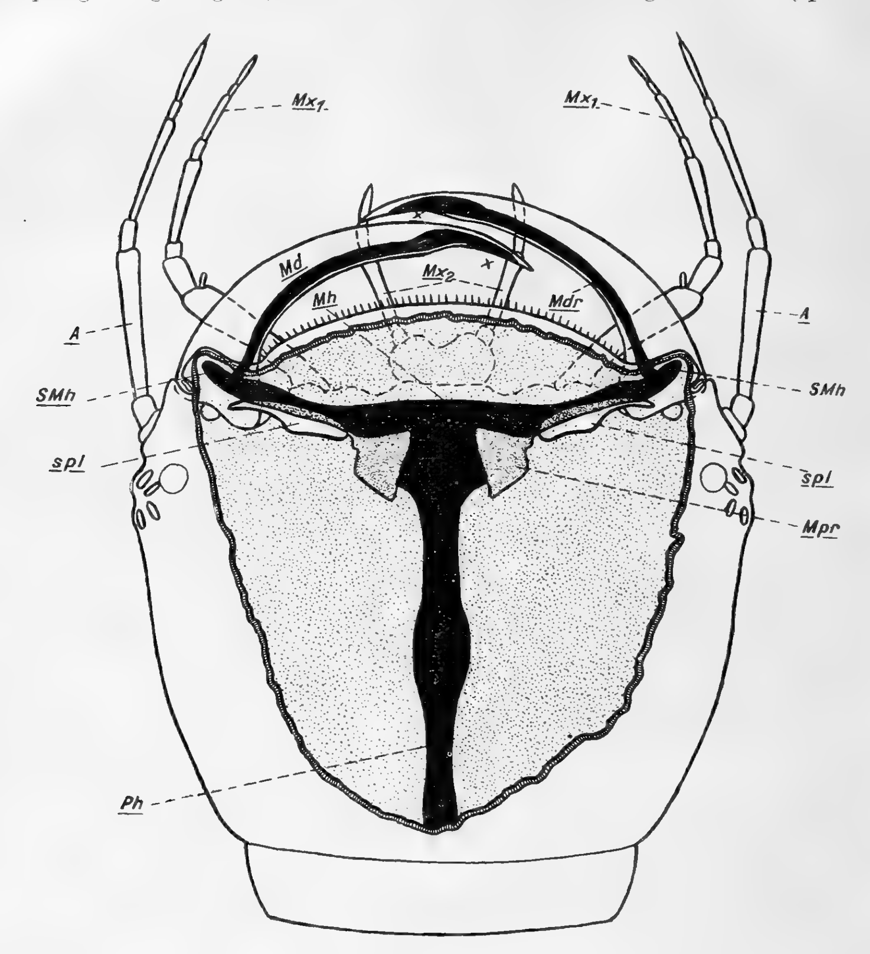


Fig. 34.

Kopf einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. Der Schädel ist von oben her aufpräpariert, die Weichteile sind bis auf den Darm entfernt. Der Nahrungsweg ist schwarz gehalten. *A*, Antennen; *Md*, Mandibeln, an ihrer Spitze der Eingang × zum Mandibularkanal *Mdr*; *Mh* Mundhöhle mit ihren Seitenteilen *SMh*; *Mpr*, dorsale, blattförmige Ausstülpungen der Mundhöhle; *Ph*, Pharynx; *spl*, Maxillulae (Superlinguae). Die unter dem fast ganz wegpräparierten Clypeus gelegene Oberlippe ist durchscheinend gezeichnet, so daß die Basalteile der Mandibeln *Md*. der Unterkiefer Mx_1 und der Unterlippe Mx_2 sichtbar werden. Zwischen der Unterlippe und dem Mundrohr *Mh* liegt der Vorhof der Mundhöhle. Schematisiert.

pharynx und den beiden mittleren Fortsätzen *Mpr* der Mundhöhle verschmolzen. Diese recht fest chitinisierten und gut abgegrenzten Elemente des Mundrohrs machen durchaus den Eindruck selbständiger

Skelettelemente des Kopfes. Da sie außerdem topographisch dem Hypopharynx zuzurechnen sind, wurden sie von MANGAN (1912) als Maxillulae gedeutet. Berücksichtigt man, daß kürzlich auch bei Dascilliden- und Scarabaeidenlarven Maxillulae aufgefunden sein sollen (CARPENTER und DOWELL 1912), so erschien es allerdings naheliegend, auch bei den übrigen Coleopterenfamilien nach diesen morphologisch interessanten Anhängen zu suchen. MANGAN macht neben *Dytiscus* auch bereits bei *Jlybius* auf kleine Anhänge aufmerksam, die denen der Gelbrandlarve nicht unähnlich sind. Am auffälligsten scheinen mir die sogenannten »Maxillulae« in dem von mir untersuchten Dytisciden-material aber bei *Cybister* ausgebildet zu sein, wo die Organe zwischen Mandibeln und Maxillen etwas über diesen eingelenkt sind und in der Mitte einen zapfenartigen Vorsprung tragen. Dieser scheint an der Spitze mit zahlreichen sehr kleinen Sinneszäpfchen besetzt zu sein und erinnert in der Tat an die Terminalglieder der Maxillar- und Labial-palpen. Beobachtet wurden diese eigentümlichen Anhänge am Kopf der *Cybister*-Larve bereits 1885 von DUGÈS (S. 26) aber als Laden (»lobules maxillaires«) und somit sicherlich falsch gedeutet. MEINERT, der ebenfalls eine Beschreibung der tasterartigen Gebilde gibt (1901 S. 403), spricht sie als Anhänge des Mandibularsklerits an, eine Auffassung, die indessen nicht weiter gestützt wird. MANGAN (1912 S. 5) macht mit Recht auf die homologe Lage mit den von ihm bei *Dytiscus* als Maxillulae beschriebenen Chitinstücke aufmerksam und deutet den Anhang bei *Cybister* als »a palp-like projection of a still larger process, indikating, perhaps, the occurence of a more primitively constituted maxillular rudiment in the larva of *Cybister*«. Diese Auffassung fand ich bestätigt. Da eine genaue Abbildung der Maxillulae von *Cybister* bislang fehlt, ist hier eine Figur (Fig. 35a u. b) beigegeben. Fig. 35a zeigt den Vorderteil des von oben her aufpräparierten Kopfes. Die Weichteile und das Dach der Mundhöhle sind mit der Schädeldecke und der Oberlippe entfernt, so daß der vom Hypopharynx gebildete Boden *Hph* der Mundhöhle frei zutage liegt. Das Lageverhältnis der Mundteile zu einander ist, wie ein Vergleich mit Fig. 34 erkennen läßt, ganz ähnlich wie bei *Dytiscus*. Die Nahrung nimmt den durch die eingezeichneten Pfeile markierten Weg. Die sogenannten Maxillulen — sie sind in der Figur auspunktiert — erscheinen bei dieser Orientierung des Kopfes als schmale, nach den Seiten zu dolchförmig auslaufende Leisten, die in der Mitte den bereits länger bekannten tasterförmigen Anhang tragen. Sie begrenzen mit ihrem Basalstück unten und vorn das Mundrohr, während der Taster zwischen Maxillarbasis *s* und Oberlippe frei

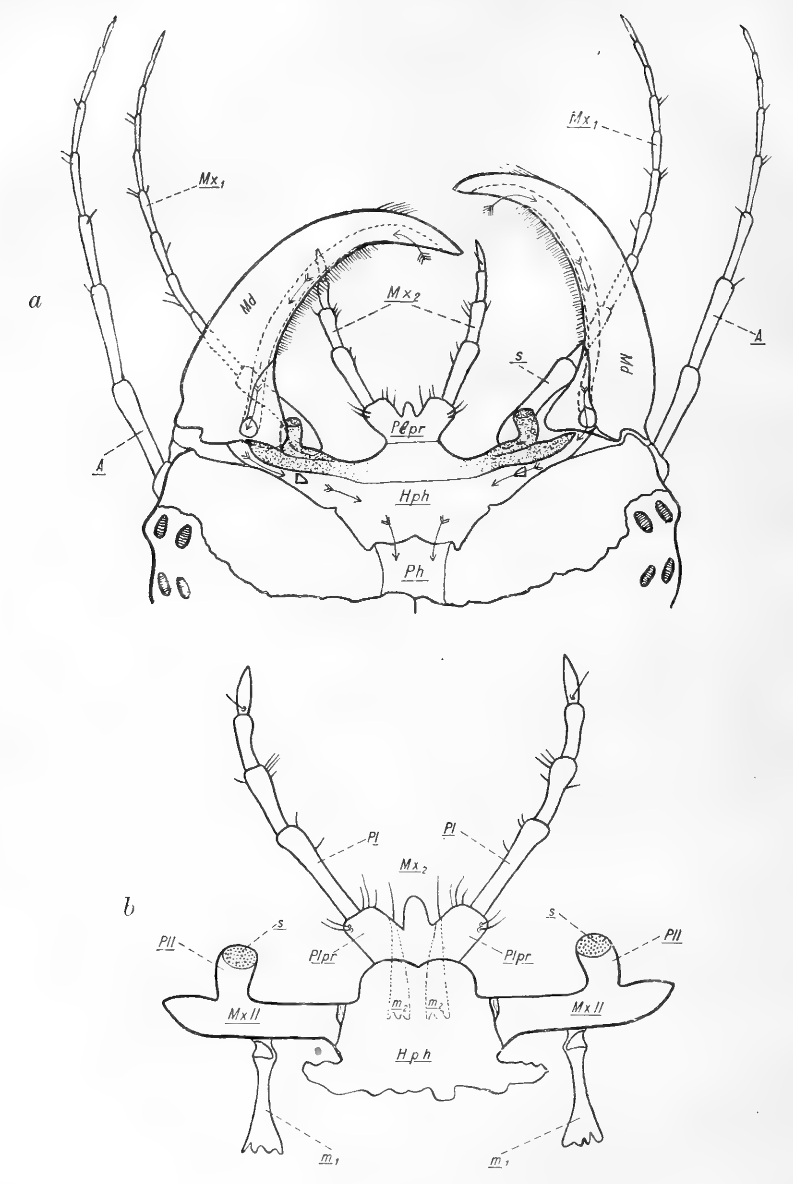


Fig. 35*a* und *b*.

Fig. 35a. Vorderkopf der Larve von *Cybister*, von oben her aufpräpariert. *Hph*, Hypopharynx; *Plpr*, Palparium der Unterlippe Mx_2; *s*, Stipes des Unterkiefers Mx_1; *Md*, Mandibel; *A*, Antenne; *Ph*, Pharynx. Der Weg, den die durch die Mandibeln aufgenommene Nahrung nimmt, ist durch Pfeile gekennzeichnet. Schematisiert. — Fig. 35b. Unterlippe und Maxillulae der erwachsenen Larve von *Cybister*, von unten gesehen. *Hph*, Hypopharynx; *Mxll*, Maxillulae; *s*, Sinnesfeld der Maxillulartaster *Pll*; m_1, die an den Maxillulae inserierenden Muskeln; m_2, die am Palparium *Plpr* der Unterlippe Mx_2 inserierenden Muskeln; *Pl*, Palpi labiales.

in den von den Mandibeln *Md* begrenzten Raum vorragt. Gegen den Hypopharynx *Hph* und das nur undeutlich ausgebildete Mentum der Unterlippe Mx_2 sind die Maxillulen nur unvollkommen abgesetzt. Ihre Beziehungen zu der Basis des Labium sind aus der Fig. 35b ersichtlich, die aus dem Komplex der Mundwerkzeuge die Maxillulen *Mxll* und das Labium Mx_2 isoliert herausgreift. Besonderes Interesse scheint mir der Umstand zu verdienen, daß die Maxillulen im Besitz eines eigenen Muskels m_1 sind, der zusammen mit den im Palparium *Plpr* inserierenden Muskeln m_2 der Unterlippe den ganzen in Fig. 35b dargestellten Apparat nach hinten ziehen und den Mundrohrverschluß verstärken. Da die Zahl und Insertion der Muskeln bei den Insekten ziemlich konstant ist, ist in diesen Muskeln vielleicht ein Mittel zur Auffindung der den Maxillulae von *Cybister* homologen Skelettstücke bei anderen Dytisciden gegeben. Daß die hier für *Jlybius*, *Dytiscus* und *Cybister* nach dem Vorgange Mangans als »Maxillulae« beschriebenen Organe untereinander homolog sind, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Ob es sich indessen um Bildungen handelt, die morphologisch den Maxillulae der niederen Insekten (vgl. *Machilis*) gleichwertig sind, bedarf zum mindesten der Nachprüfung. Aus Mangel an Vergleichsmaterial möchte ich hier zu diesem Problem keine Stellung nehmen und nur eine Frage aufwerfen.

Überall wo bislang echte Maxillulae beschrieben sind, d. h. ein 4. Paar Mundwerkzeuge mit unzweifelhaftem Extremitätencharakter, standen diese in Verbindung mit »Zungenstäbchenfulturae«, d. h. mit Sternalspangen des gleichen Segments. Maxillulen ohne Zungenstäbchen sind nicht bekannt, wohl aber bleiben die Zungenstäbchen oft erhalten, wenn die Maxillulen bereits restlos rückgebildet sind, z. B. bei den Hymenopteren. Börner (Zool. Anz. Bd. XXVII S. 530) macht bereits 1904 darauf aufmerksam, daß auch bei Coleopteren derartige Sternalspangen im Maxillarcomplex vorkommen. Maxillulen konnte er dagegen bei den Käfern ebensowenig wie bei den übrigen höheren Insekten nachweisen. Sie sind seiner Auffassung nach auf die Machiliden, Collembolen, Dipluren und Ephemeriden beschränkt. Sollten also die Maxillulen Mangans vielleicht als Zungenstäbchen anzusprechen sein?

Gegen die Extremitätennatur der »Maxillulae« des *Dytiscus* spricht übrigens auch der embryologische Befund.

Meinert will allerdings die Maxillulae als fünftes Paar der Mundwerkzeuge bereits bei Coleopterenembryonen, unter anderem auch bei *Dytiscus*, am Kopfe nachgewiesen haben, ich konnte aber die von ihm beschriebenen Bildungen am Keimstreif nicht auffinden und

äußerte bereits an anderer Stelle die Vermutung, daß MEINERT sich durch ganglióse Bildungen hat täuschen lassen.

Die Zugänge zur Mundhöhle liegen am Ende der Seitenarme. Hier öffnet sich das Rohr jederseits in einem schmalen, ventralen Spalt, der direkt ins Freie führt. Man kann diese beiden Öffnungen (s. Fig. 17c *F*) als die Reste der primären Mundöffnung auffassen. Am lebenden Tier bleiben die beiden Foramina unsichtbar. Sie werden verdeckt von der Mandibelbasis. Während der Nahrungsaufnahme schiebt sich die basale Öffnung *b* des Saugkanals im Kiefer (Fig. 20) direkt unter den Zugang *F* (in Fig. 17c) zur Mundhöhle, und die sich fest aufeinanderlegenden chitinösen Ränder beider Öffnungen dichten die Stelle, wo die beiden Abschnitte der Zufuhrkanäle aneinandergesetzt sind, so gut ab, daß die flüssige Nahrung in ungestörtem Strom von dem Mandibularkanal in die Mundhöhle fließen kann. Eine Anzahl Sinneszapfen, welche in die Seitenflügel der Mundhöhle und in den Hypopharynx (hier 4 sehr große Kegel!) eingebaut sind, übernehmen eine letzte Prüfung der Nahrung, ehe diese in den Pharynx *Ph* und damit in den eigentlichen Darmtractus weiterströmt.

γ. Die Brust (thorax).

(Fig. 36—43.)

Der sich an den Kopf anschließende Rumpf der *Dytiscus*-Larve baut sich aus einer Anzahl untereinander ziemlich gleichartiger Segmente auf. Die durchweg cylindrischen Glieder sind dorsal stark, ventral schwach chitinisiert und entbehren aller vorspringenden Kanten, Leisten und Ecken, so daß der Leib des Tieres von älteren Autoren nicht mit Unrecht als »wurmförmig« bezeichnet wird (vgl. Fig. 6, 7, 8, 9 und 57). Die Brust (s. Fig. 6 *th*) ist vom Hinterleib (s. Fig. 6 *abd*) nicht schärfer gesondert als die Leibessegmente untereinander. Ihre drei Abschnitte

Vorderbrust (prothorax),
Mittelbrust (mesothorax) und
Hinterbrust (metathorax)

besitzen, verglichen mit der Imago, einen verhältnismäßig einfachen und untereinander ziemlich einheitlichen Bau. Da ihnen dorsale Anhänge fehlen, sind sie von den Segmenten des Abdomens vornehmlich nur durch den Besitz der Beine unterschieden, die ziemlich kräftig ausgebildet sind und an der Basis von einigen, in die Körpercuticula eingebauten Skelettstücken gestützt werden. Der gänzliche Mangel der Flügel macht dorsal derartige Differenzierungen des Exoskeletts

unnötig, so daß von oben betrachtet die Brustsegmente, vorzüglich die hinteren, sich kaum von denen des Hinterleibes unterscheiden lassen. Wie diese, so sind sie untereinander und gegen den Kopf gelenkig abgesetzt, in sich selbst aber wenig gegliedert. Notum, Pleurae und Sternum sind in ihren Elementen, und z. T. auch untereinander, so innig und suturlos verschmolzen, daß ihre Abgrenzung bedeutende Schwierigkeiten macht und daß der Versuch einer Homologisierung mit den Skeletteilen des imaginalen Thorax verfehlt wäre. Wir beschränken uns daher auf eine reine Beschreibung der Formverhältnisse und folgen der von Berlese (1909) gegebenen Deutung der Skeletteile, ohne zu der Auffassung des italienischen Autors Stellung zu nehmen. Anhangsweise ist unter Benutzung der Nomenclatur Berleses ein Vergleich mit den Verhältnissen bei den Carabidenlarven gegeben, wie er bereits zur Illustrierung der verwandtschaftlichen Beziehungen bei der Besprechung des Kopfes und seiner Anhänge durchgeführt wurde.

1. Die Vorderbrust (prothorax).

Die Vorderbrust (prothorax) (Fig. 7 und 9 *prth*) ist unter den drei Brustabschnitten am mächtigsten entwickelt und besonders kräftig chitinisiert. Sie bildet einen abgestumpften Kegel, der vorn den Hals umgreift und mit seiner breiten Basis der Mittelbrust aufsitzt. Die Länge kommt der Breite an der Basis gleich (s. Fig. 6, 7, 9). Der Durchmesser geht von hinten nach vorn auf die Hälfte seines Betrages an der Basis zurück. Der stark gewölbte Rücken geht kontinuierlich in die abgeschrägten Seiten über (Fig. 8 u. 57c). Die Bauchseite (Fig. 9) ist abgeplattet.

Rücken und Seiten werden von einem einheitlichen, mächtigen Chitinschild bekleidet, das sogar ventrale Partien noch in sich einbezieht (Fig. 9 u. 57c) und somit mantelartig den größten Teil des Prothorax bedeckt. Mit Ausnahme der dorsalen Mittelnaht (s. Fig. 6 und 7), in der die Cuticula bei der Häutung aufplatzt, fehlen in diesem Stück alle Längssuturen, so daß sich Notum und Pleurae nicht gegeneinander abgrenzen lassen. Nach Berlese ist das ganze Chitinschild als das mächtig entwickelte Pronotum (Halsschild) zu deuten, während die ursprünglichen Pleuralschilder teilweise ventral verschoben sind (Epimeren, Fig. 9) und teilweise fehlen (Episternen).

Vorder- und Hinterrand des Halsschildes sind gerade abgeschnitten, die Seitenkanten mäßig gerundet, vorn schwächer als hinten (s. Fig. 8 u. 57c), so daß die Vorderecken des Schildes ziemlich scharf gewinkelt, die Hinterecken aber abgerundet erscheinen. Alle Kanten sind scharf

gerandet, die seitlichen nur sehr schmal. Der Vorderrand ist etwas, der hintere breit gegen die Fläche abgesetzt (Fig. 7 und 8), so daß der Thorax querüber dreigeteilt erscheint.

Berlese läßt jedes Körpersomit der Insekten sich aus vier gleichartigen Querzonen aufbauen, die primär durch scharfe Suturen getrennt gewesen sein sollen. Am Notum werden demzufolge unterschieden: Acrotergit, Protergit, Mesotergit und Metatergit. Bei den Larven der adephagen Coleopteren sollen Acro- und Protergit in allen Segmenten zu einem Stück verschmolzen sein. Bei der *Dytiscus*-Larve wird die schmale Vorderrandzone am Pronotum dementsprechend als Acro-Protergit (»Praetergit«) (Fig. 8 *a* + *pt*), die Mittelfläche als Mesotergit (Fig. 8 *mst*) und der breit abgesetzte Hinterrand als Metatergit (*mtt*) gedeutet. Praetergit und Metatergit sind nicht weiter strukturiert. Am Mesotergit sind jederseits in die Flanken drei breite aber seichte Querfurchen (Fig. 7 und 9) eingegraben. Das ganze Feld ist querüber fein gerunzelt.

An Sinnesorganen finden sich eine das ganze Feld in einigem Abstand vom Rande umziehende Reihe unregelmäßig gestellter langer Tasthaare, von denen einige auch mehr auf die Fläche heraufrücken, und ferner regellos verstreute, in tiefe Gruben versenkte, glashelle Zapfen, von denen einige (Fig. 36 *c*) den bereits am Epicranium erwähnten gleichen, andere aber noch nicht beschrieben wurden. Es handelt sich um verhältnismäßig kleine Organe, die von mir (vgl. Fig. 36) bereits vor einigen Jahren beobachtet, aber auf ihre Histologie hin nicht näher untersucht wurden. Ich beschränkte mich auf die Feststellung, daß die erwähnten Gebilde sich von ihresgleichen vornehmlich durch eine keulenförmige Anschwellung des freien Endes (s. Fig. 36 *a* und *b*) unterscheiden und in ihrem Vorkommen nicht auf den Prothorax beschränkt sind. Über ihre Funktion blieb ich im unklaren. Inzwischen hat Hochreuther (1912) ganz ähnliche Organe an den verschiedensten Körperregionen der Imago des *Dytiscus* aufgefunden und eingehender studiert (a. a. O. S. 31—34, Fig. 34—43). Hochreuther stellte fest, daß die »keulenförmigen Zapfen« ein weites Lumen besitzen,

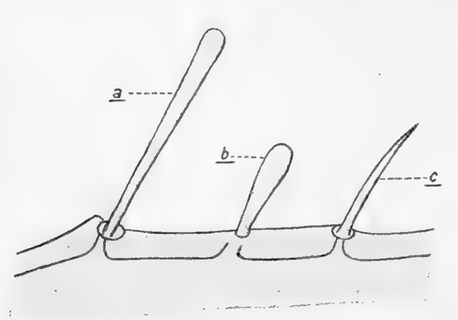


Fig. 36.
Haarbildungen des Thorax. *a*, langes, *b*, kurzes »Keulenhaar«; *c*, kleine Grubenborste.

welches sich an der Basis des Haares zu einem feinen Kanal verengt, und durch eben diesen Kanal mit einer durch starke Färbbarkeit des Plasmas und chromatinreichen Kern ausgezeichneten Hypodermiszelle kommuniziert. Hochreuther glaubt, den Scheitel der Keule zuweilen von einem engen Kanal durchbohrt gesehen zu haben, und vermutet, daß dem Zapfen eine sezernierende Aufgabe zukommt. Als Organe des chemischen Sinnes dürften die Keulenhaare nach Hochreuther nicht anzusprechen sein, da ihre Basalzelle keinen proximalen nervösen Fortsatz zu besitzen scheint und auch in ihrer Färbbarkeit und der Chromatinverteilung mehr an eine Drüsenzelle als an eine Sinneszelle erinnert. Gegen die secretorische Funktionsfähigkeit des Apparats spricht anderseits die Feinheit der zu- und abführenden Kanäle, die dem grobgranulierten Inhalt des Haarlumens kaum den Durchtritt gestatten dürften. Die Frage nach der Funktion der bei den Larven und Imagines des *Dytiscus* in gleicher Weise ausgebildeten keulenförmigen Zapfen muß demnach noch offen bleiben.

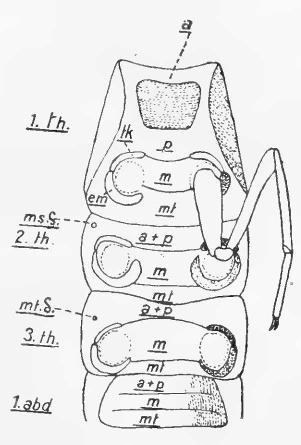


Fig. 37.

Die vier ersten Leibessegmente der *Dytiscus*-Larve, von unten gesehen. Die Beine sind bis auf das linke Vorderbein fortpräpariert. *1.th.*, *2.th.*, *3.th*, Prothorax, Mesothorax u. Metathorax; *1.abd*, erstes abdominales Segment; *ms.S* und *mt.S*, mesothoracales und metathoracales Stigma; *a*, Acrosternit; *p*, Prosternit; *m*, Mesosternit; *mt*, Metasternit. Schematisiert unter Benutzung einer Figur Berleses.

Weitere Haarbildungen traf ich auf dem Pronotum nicht an. Meinerts Angabe (1901 S. 389): »Pronotum . . . in scuto dorsali seriebus duabus transversis, integris vel in medio interruptis squamarum pediculatarum« ist mir unverständlich geblieben.

Die vom Pronotum freigelassenen ventralen Partien des Prothorax (Fig. 9 und 37) sind häutig aber durch eingelagerte Chitinplatten verstärkt. Auf Grund dieser Chitinplatten und einiger, die Ventralseite aufteilender Querfalten (Fig. 9 und 37) unterscheidet Berlese (1909 S. 199) die vier Regionen: Acrosternit, Prosternit, Mesosternit und Metasternit, die dem Acro-, Pro-, Meso- und Metatergit entsprechen sollen.

Im vorderen Drittel der Ventralseite ist ein querüber etwas gestrecktes, rechteckiges Schild (Fig. 9 und 37 *a*) abgegrenzt, das sich direkt an den Hals anschließt und seitlich fast die herabgeschlagenen Notumränder erreicht. Auf diese Weise wird der Prothorax vorn zu einem Chitinring vervollständigt, in dem die in ihn eingelassene Basis

des Schädels einen festen Halt findet, ohne daß die Bewegungsfreiheit des Kopfes, die der der Imago fast gleichkommt, wesentlich eingeschränkt wird (s. Bauer 1910 S. 608). — Die Gestalt des »Brustschildes«, das Berlese als Acrosternit anspricht, wechselt von Spezies zu Spezies und kann daher zur systematischen Charakterisierung der im übrigen untereinander sehr ähnlichen Arten der Gattung herangezogen werden. Im vorliegenden Falle (*Dytiscus marginalis* L.) ist das Chitinschild (s. Fig. 38) rechteckig und etwa $1^1/_2$ mal so breit als lang (2,7 + 1,7 mm). Seine mäßigstark gerundeten Seiten stoßen mit dem konkav ausgebuchteten Vorderrande in nahezu rechten Winkeln zusammen und gehen in den schwach konvexen Hinterrand im Bogen über. Hier und an den Seiten ist das Acrosternit undeutlich und sehr schmal gerandet. In der Nähe der Hinterecken (s. Fig. 38 *x*) bemerkt man zwei dunkle Flecke im Chitin, die wahrscheinlich Muskelinsertionspunkte bezeichnen.

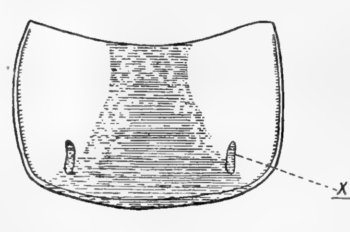


Fig. 38.

Acrosternit des Prothorax der erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. *x*, dunkle, stärker chitinisierte Flecke im Chitin.

Wenige kurze, in Gruben eingelenkte Borsten sind die einzigen Sinnesorgane dieses Feldes. Seine weichhäutige Umgebung ist durch einige schlanke Tasthaare ausgezeichnet.

Nach hinten zu schließt sich dem Acrosternit, durch das häutige, nicht weiter differenzierte Prosternit (Fig. 37 *p*) getrennt, das von Berlese als Mesosternit (*m*) bezeichnete Gebiet an, das gegen seine Umgebung allseitig durch eine tiefe Furche abgesetzt ist und die Vorderbeine trägt. Diese erheben sich in gut 2 mm Entfernung voneinander auf zwei, durch eine Querbrücke verbundenen Rollhügeln, den Subcoxen, die außen und vorn von den messerförmigen Trocantini *tk*, den Resten der Basalglieder, außen und hinten von den Epimeren *em* begrenzt werden. Erstere sind etwas stärker chitinisiert als ihre Umgebung, von letzteren konnte ich dies nicht nachweisen und ihre Form daher nicht begrenzen, verweise aber auf die von Berlese gegebene Abbildung. Das Mesosternit wird von dem Mesothorax durch das schmale, häutige Metasternit *mt* getrennt.

2. Die Mittelbrust (mesothorax) und die Hinterbrust (metathorax).

Die Mittelbrust (mesothorax) (Fig. 7 und 9, *msth*) und die Hinterbrust (metathorax) (Fig. 7 und 9, *mtth*) sind zusammen nur etwa halb so lang, aber etwas breiter als das erste Thoraxsegment; die Breite ver-

hält sich somit zur Länge wie 2 : 1. Beide Abschnitte sind in der Form untereinander so ähnlich, daß sie zusammen behandelt werden können. Sie halten im Bauplan die Mitte zwischen dem Prothorax und den Abdominalsegmenten und haben mit ersteren den Besitz der Extremitäten, mit letzteren die relativ schwache Chitinisierung gemeinsam.

Den Rücken bedecken nach den Seiten zu tief herabziehende Chitinschilde, die im Querschnitt annähernd halbkreisförmig sind und von der Sutura metopica längsgeteilt werden. Beide sind in der vorderen Hälfte etwas eingezogen und niedergedrückt, so daß der Meso- z. T. in den Prothorax und der Meta- in den Mesothorax eingeschachtelt werden kann (vgl. Fig. 8 und 57). Vorder- und Hinterrand der Chitinplatten (vgl. Fig. 6 und 7) sind ziemlich gerade abgeschnitten, die Seiten gerundet. Die spitzwinkeligen Vorderecken (Fig. 8) liegen etwas stärker ventral als die gerundeten Hinterecken. Alle Ränder sind scharf gerandet, die seitlichen sehr schmal (Fig. 8), die vorderen breiter, besonders in der Mitte (Fig. 6—8), die hinteren hier, besonders beim Metathorax, sogar winkelig einspringend (Fig. 6—8), so daß ein vorderes und ein hinteres Randfeld von einem Mittelfeld unterschieden werden kann. Berlese (1909 S. 166, 198—199 und Fig. 162) faßt das vordere Randfeld (Fig. 7 und 8 *a* + *pt*) als Arco- + Protergit auf und spricht das Mittelfeld *mst* als Meso-, das hintere Randfeld *mtt* als Metatergit an. Die Trennungslinien sind durch erhabene Chitinleisten markiert, welche auch nach dem Körperinnern zu etwas vorspringen. Die Oberfläche aller Felder ist schwach gerunzelt, am ausgeprägtesten noch im Mesotergit. Ich nehme vorweg, daß diese Oberflächenstruktur auch an den Tergiten des Hinterleibes nachzuweisen ist, nach hinten zu sich aber mehr und mehr verliert. Das Mittelfeld des Meso- und Metathorax trägt, besonders in seinen Hinterecken lange Tasthaare und über die ganze Fläche verstreute keulenförmige Zapfen neben einzelnen kleinen Grubenkegeln. Auf den Randfeldern fand ich nur wenige, lange Tast- und ein paar kurze Keulenhaare.

Die ventralen Partien (Fig. 9 und 37) sind am Meso- und Metathorax denen des Prothorax ähnlich gebildet, aber bis auf die bogenförmigen und verhältnismäßig großen Chitinplättchen am Fuß der Rollhügel weichhäutig. Acro- und Prosternit sind verschmolzen (Fig. 37 *a* + *p*). Die Beine stehen im Mesothorax 4, im Metathorax 5 mm, also weiter auseinander als im Prothorax.

Vor den Rollhügeln ist den Vorderecken des Notum genähert im Mesothorax ein großes, scharf konturiertes **Stigma** (Fig. 8 und 9, *msst*) abgegrenzt, das bisher für das einzige thoracale Stigma galt und auch

funktionell allein als solches in Frage kommt.[1] Eine **Stigmenanlage** ist aber auch am Metathorax vorhanden und als kleiner schwarzer Punkt (Fig. 8, *mtst*) an derselben Stelle wie am Mesothorax mit bloßem Auge sichtbar. Ich überzeugte mich, daß dieses Stigma geschlossen ist, daß es mit den Haupttracheenstämmen durch einen soliden Strang verbunden ist, und daß ein Verschlußappparat fehlt. Die Anlage ist also nach demselben Prinzip gebaut, wie alle Stigmenpaare auf dem ersten Larvenstadium mit Ausnahme des letzten. Die Stigmenanlage kann ebenso wie die Stigmen der jungen Larven nur als Aufhängepunkt der Tracheen dienen und bei der Häutung für das Abstreifen der alten Spiralfäden von Bedeutung sein. — Ich suchte und fand das Stigma, weil am Thorax der Imago zwei Paare von Atemöffnungen vorhanden sind.

Brocher wirft kürzlich (1913) die Frage auf, warum wohl bei der erwachsenen Larve gerade dieses Stigma geschlossen bleibt, während alle übrigen sich nach der 2. Häutung öffnen. Die Antwort scheint mir nicht schwierig zu sein. Alt hat festgestellt, daß das metathoracale Stigma bei der Imago einen mächtigen Luftsack im Thorax und außerdem die Elytren versorgt, im übrigen aber zum Tracheensystem nur in untergeordneten Beziehungen steht. Bei der Larve sind weder die Flügeldecken noch der thoracale Luftsack vorhanden. Das Stigma wäre also funktionslos und wurde dementsprechend rückgebildet.

Alt hat 1912 auf Grund seiner Befunde an der Imago das lange strittige Thema nach der segmentalen Zugehörigkeit der Stigmen (vgl. die Arbeiten von Kolbe 1892, Sörensen 1895, Verhoeff 1903 und 1904 und de Bormans 1900) erneut diskutiert. Er rechnet das erste Stigma zum Prothorax und ist geneigt, das zweite thoracale Stigma der Mittelbrust zuzuteilen. Nach meinen Befunden an der Larve war es indessen wahrscheinlicher, daß der Meso- und der Metathorax ein Stigma besitzen, während dem Prothorax Atemöffnungen fehlen. Kürzlich (1912) hat Korschelts Untersuchung der Embryonalentwicklung des Käfers die Frage einwandfrei in diesem Sinne bejaht. »Nach dem Verhalten der Embryonen kann es gar nicht zweifelhaft sein, daß die beiden Thoraxstigmenpaare dem Meso- und Metathorax angehören.« Diese Feststellung gilt natürlich nur für *Dytiscus* und seine Verwandten.

[1] Diese Zeilen wurden bereits 1909 niedergeschrieben. Inzwischen (1912) hat Herr Dr. Alt unter Berücksichtigung meiner Befunde eine monographische Untersuchung der Stigmen und Tracheen von *Dytiscus marginalis* L. vorgenommen und seine Resultate veröffentlicht (1912). Wir stimmen fast in allen Punkten völlig überein.

Zu der Frage, ob die Atemöffnungen der Insekten primär wirklich intrasegmental oder intersegmental gelagert waren, sollte damit keine Stellung genommen werden. In der Tat scheint ja die auffallend schwankende Verteilung der beiden thoracalen Stigmenpaare auf die drei Leibesringe der Brust — bei der Larve der *Lamellicornia* ist das erste Stigma weit auf den Prothorax heraufgerückt! — für die bereits 1892 von KOLBE vertretene Auffassung zu sprechen, daß die Atemöffnungen der Insekten ursprünglich in den Intersegmentalhäuten gelagert waren (s. BERLESE 1909 S. 812).

3. Das Endoskelett des Thorax.

Das Endoskelett des Thorax (Fig. 39) ist verhältnismäßig schwach entwickelt und läßt sich mit dem hochdifferenzierten Binnenskelett der imaginalen Brustabschnitte (s. EUSCHER 1910 S. 27/30) nicht in Vergleich setzen. Am Notum treten — augenscheinlich infolge des Fehlens der Flügel — die endoskelettalen Bildungen ganz zurück, nur an der Ventralseite erlangen sie als Apophysen eine gewisse Ausbildung und scheinen vornehmlich der Extremitätenmuskulatur als Stützpunkte zu dienen. Nach BERLESE (1909 S. 358ff.) lassen sich die Apophysen von eingefalteten, verhärteten Intersegmentalhäuten ableiten und weisen dementsprechend bei ursprünglichen Formen auch eine segmentale Anordnung auf. Es schieben sich die Apophysen also einmal zwischen die Hauptsegmente, am Thorax zwischen Vorder-, Mittel- und Hinterbrust ein, treten dann aber auch auf der Grenze der von BERLESE unterschiedenen Unterabteilungen der Einzelsegmente, also am Thorax zwischen Arco- und Pro-, Pro- und Meso-, Meso- und Metasternit auf. In der Regel ist durch sekundäre Differenzierungen diese primitive Anordnung der endoskelettalen Stücke verwischt, bei der *Dytiscus*-Larve soll das Binnenskelett die ursprüngliche Lagerung verhältnismäßig gut bewahrt haben. Ich konnte BERLESES Befunde nur unvollkommen nachprüfen

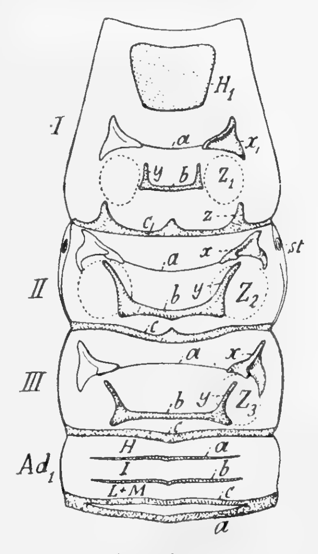


Fig. 39.

Die Sternite des Thorax und des ersten abdominalen Segments einer *Dytiscus*-Larve von innen gesehen. *I*, Prothorax; *II*, Mesothorax; *III*, Metathorax; Ad_1, erstes abdominales Segment; Z_1, Z_2, Z_3, die Gelenkhöhlen der Beine; *H*, Acrosternit; *J*, Prosternit; *L* + *M*, Meso- + Metasternit; *a*, Antecosta; *b*, Praecosta; *c*, Intercosta; *x*, Praeforca; *y*, Forca; *z*, Forcella, *st*; Stigma. Nach BERLESE.

und beschränke mich daher auf die Wiedergabe der von ihm gelieferten Figur (s. Fig. 39) und ihre Erklärung. Die Apophysen sind in der Figur fein punktiert.

Im Prothorax finden sich hinter dem Brustschild H_1 (Acrosternit) und vor der Einlenkungsstelle der Beine zwei, mit den Trocantinen fest verbundene Apophysen (praeforca, x_1), welche der Grenze a (phragma) zwischen Pro- und Mesosternit entsprechen. Nur diese Apophysen erlangen eine so bemerkenswerte Ausbildung, daß mir ihre Auffindung an abgestreiften Häuten ohne weiteres gelang. Ob sie den beiden Proapophysen des Prothorax zu homologisieren sind, die Euscher (1910 S. 28) von der Imago des *Dytiscus* beschreibt, lasse ich dahingestellt. — Zwischen den Beinen erheben sich auf der Grenze von Meso- und Metasternit zwei weitere Chitinfortsätze y (forca), die durch eine feste Brücke b (praecosta) miteinander verbunden sind.

Auf der Grenze von Pro- zum Mesothorax ist die Apophyse c_1 (intercosta) mit den Gabelfortsätzen z (forcella) eingebaut.

Im Meso- und Metathorax wiederholen sich die im Prothorax auftretenden Apophysen a und b mit den Gabelfortsätzen Praeforca (x) und Forca (y), während den Intercosten die paarigen Anhänge fehlen.

4. Die Beine.

(Fig. 6, 7, 8, 9, 37, 40, 41, 43 d, 54 c und 57.)

Die im Vergleich mit anderen Coleopterenlarven bedeutend zu nennende Entwicklung des Thorax der *Dytiscus*-Larve ist mitbedingt

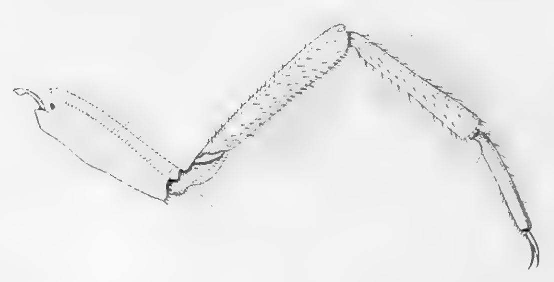


Fig. 40.
Bein einer erwachsenen Larve von *Dytiscus*. Nach Schiödte.

durch die kräftige Ausbildung seiner Extremitäten. Jeder Brustabschnitt ist mit einem gut entwickelten Beinpaar ausgerüstet. Die Beine sind lang, schlank, aber kräftig und mit Schwimmhaaren besetzt. Alle erreichen $^1/_4$ der Körperlänge. Das erste Paar ist etwas kürzer als das zweite, und dieses wird wieder durch das dritte an Länge über-

troffen. — Die im Wasser schwebende Larve trägt die Beine seitlich und ziemlich horizontal ausgestreckt. Diese Haltung ist der Lagebezeichnung ihrer Flächen und Kanten im folgenden zugrunde gelegt. Die drei Paare stimmen im Bauplan im wesentlichen überein und lassen die typischen Elemente der Hexapodenbeine erkennen. Jede Extremität gliedert sich also in

Hüfte (coxa),
Schenkelring (trochanter),
Schenkel (femur),
Schiene (tibia),
Fuß (tarsus) und
Krallenglied (praetarsus).

Die Hüften (coxen) (Fig. 41 *c* und 54c, *c*) erheben sich als lange, schlanke, schenkelähnliche, distal etwas verjüngte Cylinder auf den

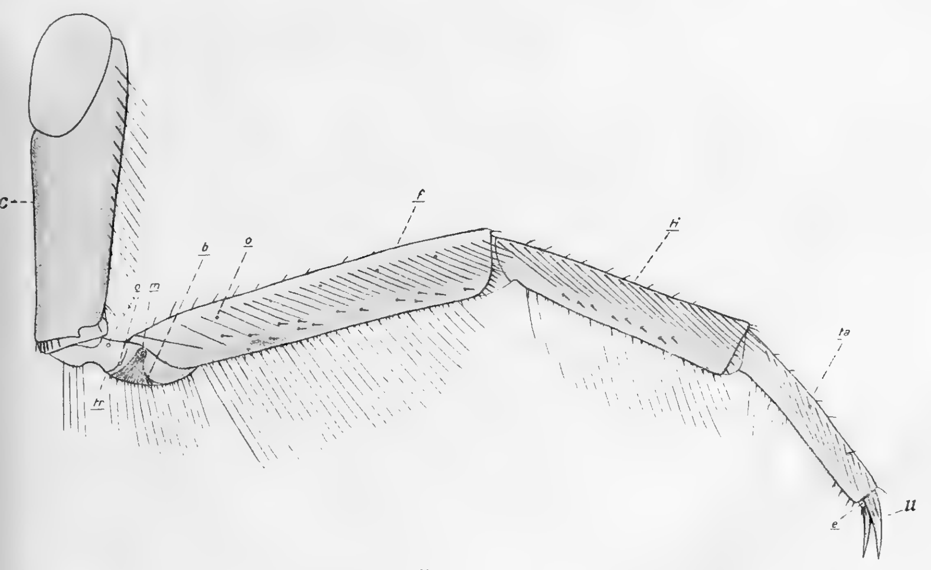


Fig. 41.

Rechtes Hinterbein einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L., von hinten gesehen. *c*, Coxa; *tr*, Trochanter; *f*, Femur; *ti*, Tibia; *ta*, Tarsus; *u*, Krallen; *o*, »Gruben ohne Kegel«; *b*, starke Tastborste des Trochanters; *e*, Empodium; *m*, Remotor femoris. Vergrößert.

von den subcoxalen Resten (Epimeren und Trocantinen) begrenzten Rollhügeln (Fig. 37). Sie sind auf diesen nach allen Seiten hin drehbar, bewegen sich also in einer Art Kugelgelenk. Die Hüften werden im Leben gewöhnlich nach außen geschlagen getragen und unterscheiden sich somit von der gewöhnlichen Haltung der Coxen, die (vgl. Erichson, a. a. O. S. 75) und Everts (a. a. O. S. 110ff.) bei den Käferlarven ge-

meinhin nach hinten zu convergieren. Die Behaarung ist, verglichen mit den übrigen Gliedern, spärlich zu nennen. Da die Verteilung der Chitinanhänge der Extremitäten sowohl für die Beurteilung der Altersstadien der Larven wie auch systematisch wichtig ist, wird ihre Anordnung hier mitdiskutiert. An der Außenseite läuft hinten (s. Fig. 41 u. 54c) eine sehr weitläufige, vorn eine etwas dichtere Reihe mittellanger Schwimmhaare herab. Die Innenseite ist ganz kahl. Das nach außen stark abgeschrägte distale Ende ist mit sehr wenigen, innen etwas reichlicher mit kräftigen, kurzen Borsten besetzt. Kleine Grubenkegel und Keulenhaare verteilen sich über die ganze Oberfläche, besonders im proximalen Teil. »Gruben ohne Kegel« konnte ich nicht sicher nachweisen.

Der zwischen Hüfte und Oberschenkel eingeschobene kleine Schenkelring (trochanter, *tr*) ist in einem Charniergelenk beweglich und bildet in der Ruhe mit der Coxa einen nach außen zu offenen rechten Winkel. Einer Annäherung des Trochanters gegen die Coxa entspricht somit eine Hebung des ersteren, während alle übrigen Beinglieder so gegeneinander artikulieren, daß sie bei der Beugung nach unten schlagen. Der Trochanter scheint mit der Coxa in einer weniger engen Verbindung zu stehen, als mit dem Femur, der seinem oben stark abgeschrägten Ende in einem Rollgelenk angefügt ist, das keine Beugung gegen den Träger, aber eine Rollbewegung um die beiderseitige Längsachse ermöglicht. Die Rückrollung ist eine passive, die Vorwärtsrollung eine aktive Bewegung, die durch den kleinen, aber sehr kräftigen, in der Fig. 41 angedeuteten Muskel *m* bewirkt wird, und dadurch, daß sie Femur, Tibia und Tarsus in Bewegung setzt, für das Schwimmen von hervorragender Bedeutung ist.

Den Trochanter teilt in der Mitte eine durch eine Chitinleiste verstärkte Einschnürung in einen proximalen kleineren und einen distalen größeren, den Rollmuskel führenden Abschnitt. Diese Einschnürung, die sich auch bei einigen anderen Insekten (Odonaten, Trichopteren) findet und an die Ditrocha der Hymenopteren erinnert, sollte nach Verhoeff (1903 S. 205—214) die Grenze zwischen zwei erst sekundär verschmolzenen Gliedern bilden, von denen nur das proximale dem Trochanter der Chilopoden homolog, das distale aber ein besonderes Glied, ein »Präfemur« wäre. Spätere Autoren sind Verhoeff nicht gefolgt. Grünberg (1903 S. 79) meint, die Einschnürung sei durch die erwähnte Chitinleiste bedingt, und diese diene zur Befestigung und Versteifung des Gliedes. Meinert (1901 S. 324—431 ff.) hebt hervor, daß es sich nicht um eine »séparation proprement dite en

deux articles avec modifications correspondantes de la musculature« handelt.

Der vor der Einschnürung gelegene Abschnitt des Trochanters ist bis auf eine kleine Borste vorn oben, sowie wenige Schwimmhaare und Borsten auf dem Unterrande kahl. Hinter der Einschnürung ist der Unterrand mit einer Reihe von etwa 20 Schwimmhaaren und diesen parallel etwas weiter nach vorn zu mit ebenso viel kräftigen, kurzen Borsten besetzt. Auf den Seitenflächen steht dem Unterrande genähert je eine sehr kräftig chitinisierte Borste (*b*), zu der auf der Vorderseite noch zwei schwächere kommen. In der Nähe der beide Trochanterstücke trennenden Chitinleiste trifft man mehrere »Gruben ohne Kegel« (Fig. 41 *o*), mindestens eine stets der Leiste direkt eingebaut[1].

Der Oberschenkel (femur, *f*) ist das größte Glied des Beines, schwächer als die Coxa aber etwas länger. Er kann als ein in allen Teilen ziemlich gleichstarker, seitlich etwas abgeplatteter Cylinder bezeichnet werden. Seine schräg abgeschnittene Basis ist dem Trochanter eingefügt, der distale Abschnitt endet ziemlich gerade abgestutzt. Zwei Reihen langer, sehr dicht gestellter Schwimmhaare ziehen auf der Rückseite entlang, eine in der unteren Kiellinie, die andere dem Rücken genähert. Jedes einzelne Schwimmhaar ist außerordentlich fein, aber stark und erreicht die Länge des ersten Fühlergliedes, mißt also fast 2 mm! Auf dem Femurrücken sieht man weitläufig starke Borsten verteilt. Eine weitere Borstenreihe begleitet vorn in sehr geringem Abstand die untere Schwimmhaarreihe. Zerstreute, kräftige Borsten verteilen sich beiderseits über die untere Femurhälfte und seinen Spitzenrand. Eine Anzahl »Gruben ohne Kegel« steht unter der oberen Schwimmhaarreihe.

Der Unterschenkel (tibia, *ti*) ist nur etwa $^3/_4$ so lang wie der Oberschenkel, in allen wesentlichen Punkten aber gleich gebaut. In der Behaarung finden sich keine Unterschiede. Die Basis ist schräg abgeschnitten und artikuliert im Kniegelenk mit dem Oberschenkel. Die Spitze verbindet sich auf gleiche Weise mit dem Fuß.

Der Fuß (tarsus, *tr*) ist, wie bei allen Larven der Metabola, eingliedrig. Das restierende Glied ist gut ausgebildet, der Form nach der Tibia ähnlich, jedoch schwächer und nur $^2/_3$ so lang. In der Behaarung ergeben sich einige Abweichungen. Die Schwimmhaare der Kielreihe

---

[1] Die Gruben sind auf diesem Stadium wegen der Ungunst des Objekts nur schwer aufzufinden und konnten nicht alle aufgezählt werden.

sind in der distalen Hälfte durch kleine, kurze Borsten ersetzt. Alle größeren Borsten sind der Zahl nach reduziert, auf den Seitenflächen fehlen sie ganz. Unter den oberen Schwimmhaaren steht auf halber Höhe des Gliedes eine »Grube ohne Kegel«, zwischen dieser und der Spitze ein langes nach oben gerichtetes Tasthaar.

Die Krallen (ungulae, *u*) sind in der für alle Dytisciden-, Gyriniden- und die meisten Carabidenlarven gültigen Zweizahl vorhanden. Sie sitzen dem kleinen Krallenglied (Praetarsus) auf, von dem nur der mediane Fortsatz, die »Streckplatte« (empodium, *e*) sichtbar ist. Das Empodium trägt an der Spitze zwei Borsten, die sich hier vor den übrigen Borstenhaaren nicht auszeichnen, aber bei anderen Dytiscidenlarven (vgl. de Meijere 1901 S. 432 und Taf. XXXII, Fig. 52) durch ihre Größe auffallen. Die unbezahnten kräftigen und spitzen, nur schwach gekrümmten Krallen sind bis $^1/_3$ so lang wie der Tarsus.

Die Längenverhältnisse der drei Beinpaare und ihrer Glieder untereinander werden durch die nachstehende Tabelle veranschaulicht. Zur Erleichterung des Vergleichs sind die entsprechenden Maße auf dem ersten und zweiten Larvenstadium schon hier daneben gestellt. Die Maße sind als relative Werte aufzufassen, da sie naturgemäß mit der Größe des Individuums variieren. Die Gesamtlänge der Beine erscheint kleiner als die Summe seiner Teile, weil die Glieder teilweise etwas ineinandergeschachtelt sind. Es muß auffallen, daß die Beine der erwachsenen Larve verhältnismäßig viel kürzer sind, als die der jüngeren Stadien, eine Erscheinung, die, wie es scheint, für alle wasserbewohnenden Coleopterenlarven gilt. Sie wurde z. B. von Balfour-Browne (1910 S. 335) auch bei *Hydrobius fuscipes* beobachtet.

Längenverhältnisse der Beine in Millimetern[1].

	Vorderbeine		
	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Coxa	1,9	2,9	3,9
Trochanter	1	1,1	1,5
Femur	2	2,8	4
Tibia	1,8	2,1	2,8
Tarsus	1,1	1,5	1,8
Krallen	0,8	0,9	0,8
Gesamtlänge	6,9	10,0	12,9

[1] Bei allen Gliedern ist die obere, nur beim Trochanter die untere Seite gemessen.

Mittelbeine.

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Coxa	1,9	3	4,3
Trochanter	1	1,2	1,7
Femur	2,5	3,3	4,9
Tibia	2	2,9	3,3
Tarsus	1,5	2	2,2
Krallen	0,8	0,9	0,9
Gesamtlänge	8,6	11,8	15,7

Hinterbeine.

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Coxa	1,9	3	4,3
Trochanter	1	1,3	1,9
Femur	2,5	3,7	4,9
Tibia	2,2	3,1	3,8
Tarsus	1,7	2,1	2,7
Krallen	0,8	0,9	0,9
Gesamtlänge	8,9	12,6	16,4

5. Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Dytisciden- und Carabidenlarven.

Verglichen mit den Abweichungen im Bau der Kopfregion sind die am Thorax zwischen den Dytisciden- und Carabidenlarven obwaltenden Unterschiede geringfügig zu nennen. Speziell der Rumpf selbst stimmt in beiden Familien im Bauplan im wesentlichen überein. Im ganzen hat der Prothorax parallel mit der Ausgestaltung des Kopfes bei den Schwimmern eine stärkere Entwicklung genommen und ist schlanker gebaut (s. WESENBERG-LUND 1912, Taf. IX, Fig. 48) als bei den Larven der Laufkäfer, während die hinteren Brustabschnitte verhältnismäßig mehr zurücktreten. In der Chitinverteilung ergibt sich insofern ein Unterschied, als die bei den Carabiden in der Regel wohl ausgebildeten Episternite, Prosternite und Metasternite (Fig. 42 *ep*, *p*

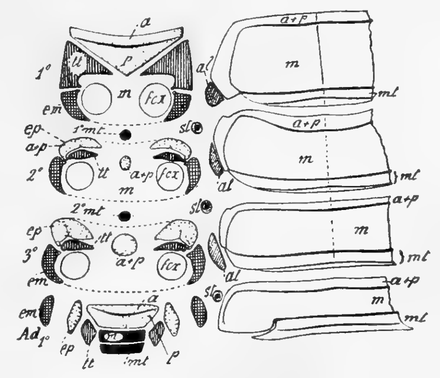


Fig. 42.

Die vier ersten Rumpfsegmente der Larve von *Calosoma*. Links die Sternite, rechts die entsprechenden Tergite. 1°, Prothorax; 2°, Mesothorax; 3°, Metathorax; Ad_1°, erstes Abdominalsegment. Links: *a* und *b*, Acro- und Prosternit (punktiert); *m*, Mesosternit (weiß, im ersten Abdominalsegment schwarz); *mt*, Metasternit (schwarz); *ep*, Episternen (punktiert); *em*, Epimeren (kariert); *tt*, Trochantini (senkrecht gestreift); *fcx*, Gelenkhöhlen der Beine; *st*, Stigmen. Rechts: *a* + *p*, Acro- + Protergit; *m*, Mesotergit; *mt*, Metatergit; *al*, die den Flügelanlagen entsprechenden Skelettstücke. Nach BERLESE.

und *mt*) auf der Bauchseite in Wegfall kommen. Dieser Ausfall in der Panzerung des Körpers wird aber durch eine um so stärkere Entwicklung des Notums reichlich wett gemacht. Das bei den Laufkäfern auf den Schutz der Dorsalseite sich beschränkende Rückenschild ist bei den Dytiscidenlarven seitlich tief herabgezogen und bezieht die bei den Carabiden zumeist wohl abgesetzten Alarplatten (Fig. 42 a_1) restlos in sich ein. Im ganzen genommen dürfte der thoracale Chitinpanzer der Dytiscidenlarven dem der Laufkäferlarven an Stärke nur wenig nachstehen.

Bedeutendere Unterschiede ergeben sich in der Ausbildung der thoracalen Extremitäten. Die Beine sind bei den Jugendformen der Carabiden der Fortbewegung auf dem Lande, bei den Dytisciden dem Aufenthalt im Wasser angepaßt. Die Carabidenlarven kriechen, die Dytisciden sind geschickte Schwimmer. Dementsprechend sind die Beine der Carabiden kurz, gedrungen und mit starken Borsten besetzt, die Beine der Schwimmer lang, schlank und mit dichtgestellten Schwimmhaaren ausgerüstet, während der Borstenbesatz zurücktritt. Selbst die besten Läufer unter den Larven der Cicindeliden, Carabiden und Coccinelliden erreichen nur ausnahmsweise (*Leistus* und *Lorocera*) in der Beinlänge die Maße der Dytiscidenlarven.

Ich möchte aber an dieser Stelle die Aufmerksamkeit auf eine sehr eigenartige Käferlarve aus China (Prov. Fo-Kien, G. Siemssen vend. 9. 9. 1904) lenken, die sich im Hamburger Naturhistorischen Museum befindet und trotz ihrer abnorm langen und kräftigen Beine von F. Eichelbaum den Carabiden nahegestellt wird. Die Hinterbeine messen 14 mm, das ganze Abdomen nur 9 mm. Leider ist über die Lebensweise des Tieres nichts bekannt. Nach dem ganzen Habitus, der an die flügellosen Stabheuschrecken und an Perlidenlarven erinnert, zu urteilen, handelt es sich um einen flinken Räuber, über dessen Aufenthalt die Gestalt aber nichts Näheres aussagt. Landkäferlarven mit so hoch differenzierten Extremitäten sind nicht bekannt. Bei einigen Dytisciden sind Larven mit Beinen, welche die Länge des Abdomens übertreffen, indessen wohl beobachtet worden (*Laccophilus*). Unter den einheimischen Carabiden steht das Tier der Gattung *Leistus* wohl am nächsten. Die Species dieser Gattung bewohnen feuchte Örtlichkeiten, Teichränder usw. und zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit Dytiscidenlarven, eine Analogie, auf die bereits Reitter (1908 S. 90) aufmerksam gemacht hat. Vielleicht lebt die chinesische Larve ebenfalls in feuchter Umgebung und bewegt sich kletternd zwischen Sumpfpflanzen. Zum längeren Aufenthalt unter Wasser und zum freien Schwimmen läßt sie

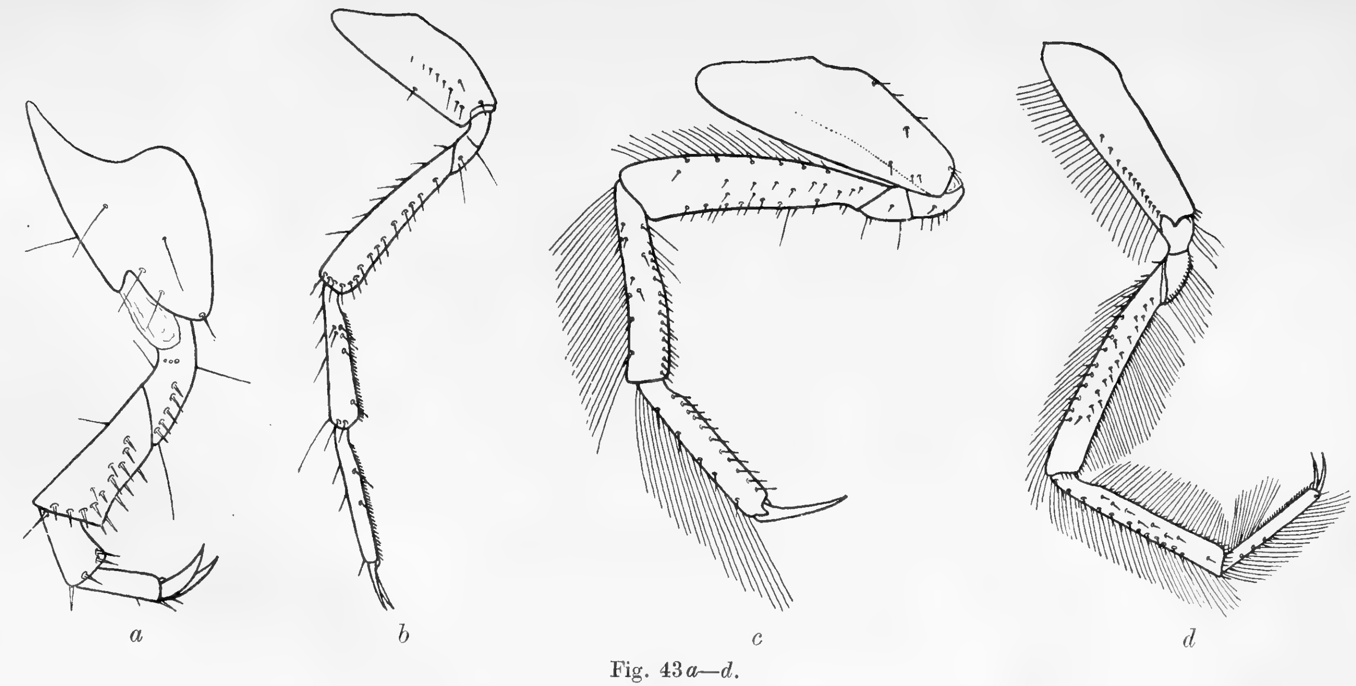


Fig. 43 *a*—*d*.

Rechte Hinterbeine von Carabiden- und Dytiscidenlarven, von vorn gesehen. a) Carabidenlarve (Pterostichina); b) *Jlybius*, spec.; c) *Colymbetes fuscus* L.; d) *Dytiscus marginalis* L., erwachsene Larve. Schematisiert.

ihr Habitus und der Bau der großen offenen Stigmen nicht geeignet erscheinen.

Die hier angeführten Differenzen im Bau der Beine zwischen Carabiden- und Dytiscidenlarven kommen in der Fig. 43 zum Ausdruck, in der die erste Skizze das rechte, von hinten gesehene Hinterbein einer Laufkäferlarve, die letzte Skizze die entsprechende Extremität einer *Dytiscus*-Larve darstellt. Die Gliederung in Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und einen eingliedrigen Tarsus ist, wie aus Fig. 43 zu ersehen, bei Carabiden und Dytisciden die gleiche. Wesenberg-Lund hat kürzlich eine Serie von Abbildungen der Beine verschiedener Dytiscidenlarven zusammengestellt, die den allmählichen Übergang von sehr unvollkommenen Ruderbeinen, wie wir sie z. B. bei *Jlybius* und *Agabus* antreffen, zu den ausgesprochenen Schwimmbeinen der *Dytiscus*-, *Acilius*- und *Cybister*-Larve veranschaulicht (1912 Taf. IX, Fig. 47 a—k).

Ein Vergleich der Skizzen *a* und *b* läßt erkennen, daß die Extremität von *Jlybius* ohne weiteres die Brücke von den Dytisciden zurück zu den Carabiden schlägt. Bei beiden fehlen die echten Schwimmhaare; die sie vertretenden Borsten sind relativ kräftig. Die *Jlybius*-Larve ist ebenso wie die meisten hierher gehörigen *Agabus*-Larven zum freien Schwimmen nicht befähigt. Sie bewegt sich kriechend auf dem Boden oder an Pflanzen, hat also trotz des Milieuwechsels die Fortbewegungsart der Carabiden durchaus beibehalten. Wesenberg-Lund hat beobachtet, daß die Larven von *Agabus* ebenso wie die sich in dieser Hinsicht gleich verhaltenden *Hydroporus*-Larven außerhalb des Wassers mit hoch über dem Boden getragenen Körper geschickt wandern, den Carabidenlarven also nicht nachstehen. Im einzelnen sei noch auf die sowohl bei *Jlybius* wie bei den Carabiden mächtig entwickelte Coxa, auf die kräftigen Krallen und darauf aufmerksam gemacht, daß der stark entwickelte Borstenbesatz an der Beugeseite der Beine stärker ist als auf der Streckseite. Schwimm- oder Ruderhaare fehlen bei beiden Formen ganz. Die *Agabus*-Larven bewohnen den dichten Pflanzenwald der Uferzone, einige *Jlybius*-Larven kommen auch weiter entfernt vom Lande in der Potamogetonregion vor.

Gegenüber der *Jlybius*-Larve zeigt die Larve von *Colymbetes* (Fig. 43c) insofern einen Fortschritt in der Anpassung an das Wasserleben, als Tibia und Tarsus, spärlich auch bereits der Femur, auf der Streckseite mit mäßig langen Schwimmhaaren besetzt sind, während der Borstenbesatz etwas mehr zurücktritt. Auf der Beugeseite fehlen die Schwimmhaare noch ganz. Die Larven von *Colymbetes* — hierher

biologisch auch *Rhantus*, nach Wesenberg-Lund auch einige Species von *Jlybius* und *Hyphydrus* — bewegen sich noch vornehmlich kriechend, sind aber, besonders nach der zweiten Häutung, bereits imstande, sich schwimmend im freien Wasser aufzuhalten, und entfernen sich weiter als *Agabus* von dem Pflanzenrasen der Uferzone, können sich aber nicht schwebend im Wasser erhalten.

Dieser vollkommenste Entwicklungsgrad wird unter den Dytisciden nur von relativ wenigen Formen, die allerdings zu den bestbekannten gehören, erreicht, nämlich von *Dytiscus, Acilius, Cybister, Graphoderes* und *Hydaticus*.

Unsere Serie Fig. 43 schließt mit der Extremität des *Dytiscus* ab (Fig. 43d). Sie unterscheidet sich von *Colymbetes* durch den schlankeren Bau, die relativ größere Länge von Tibia und Tarsus, durch die Länge der Schwimmhaare und vor allen Dingen durch den Haarbesatz auf der Beugeseite des Beines. Femur, Tibia und weniger vollkommen auch der Tarsus sind beiderseits mit einem dichten Kamm langer Schwimmhaare besetzt. Auch an der Coxa treten wenigstens auf der Außenseite Schwimmhaare auf. Der Trochanter trägt solche auf der Beugeseite. Die bei *Jlybius* so mächtig entwickelten Borsten treten bei *Dytiscus* ganz zurück. Die Krallen sind relativ kurz. Dank der starken Verbreiterung der Extremitäten durch den beiderseitigen Schwimmhaarbesatz ist die *Dytiscus*-Larve befähigt, sich von dem Boden und den Wasserpflanzen fast ganz zu emanzipieren und frei im Wasser zu schweben. An Land bewegen sich die Tiere dagegen sehr ungeschickt und schleppen den Hinterleib nach. Junge Larven gehen, ihrem natürlichen Element entzogen, schnell zugrunde.

Unsere Befunde lassen sich dahin zusammenfassen:

Die thoracalen Extremitäten der *Dytiscus*-Larve haben die Gliederung des Carabidenbeines und im wesentlichen auch die Gestalt der Einzelglieder bewahrt. Die Unterschiede liegen in der relativen Länge der Extremität und in der Art seines Haarbesatzes. Die Längsstreckung der Einzelglieder, die Reduktion des Stachelbesatzes und vorzüglich die Ausbildung eines doppelten Saumes langer Schwimmhaare sind als Anpassungen der Dytisciden an das Wasserleben aufzufassen. Zwischen dem Schwimmbein der *Dytiscus*-Larve und der Kriechextremität der Carabidenlarven liefern die Larven der Schwimmkäfer, sowohl in biologischer wie in morphologischer Hinsicht alle denkbaren Übergänge.

Es wurde davon abgesehen, hier ebenso wie bei den Anhängen des

Kopfes die Extremitäten der Imagines mit zum Vergleich heranzuziehen, da die Diskussion sich nicht so lohnend gestalten würde, wie bei den Mundwerkzeugen. Es sei nur bemerkt, daß die Extremitäten der *Dytiscus*-Larve insofern einen primitiveren Charakter als die Beine des Käfers aufweisen, als sie untereinander weniger gestaltlich differieren und in allen ihren Elementen frei gegen den Körper bewegbar sind. Bei der Imago ist die Coxa des dritten Paares fest in die Brustregion eingeschmolzen. Die Beine des Käfers sind im Gegensatz zu denen der Larve verhältnismäßig kürzer als die der terrestrischen Vorfahren. Da in beiden Fällen Gehwerkzeuge zu Schwimmorganen umgestaltet sind, muß dieser Umstand zunächst auffallen. Er findet aber dadurch seine Erklärung, daß die Beine der Larve und der Imago des *Dytiscus* in verschiedener Weise die Fortbewegung im Wasser vermitteln. Die Extremitäten des Käfers sind echte Schwimmbeine. Homologe Glieder werden gleichzeitig und gleichsinnig bewegt. Die Larven sind Wassertreter: die Beine eines Paares arbeiten abwechselnd.

W. Roth (1909 Diss.) hat festgestellt, daß bei allen Schwimmern unter den Insekten — bei den Hemipteren ebenso wie bei den Coleopteren — die relative Beinlänge geringer ist als bei den terrestrischen Verwandten. Die Hydrophiliden wollten sich diesem Gesetz nicht fügen. Zu ihnen würden sich jetzt die Larven der Dytisciden gesellen. Die Erklärung für dieses Verhalten dürfte einfach darin liegen, daß die Dytiscidenlarven und Hydrophiliden sich »paddelnd« im Wasser bewegen, während alle übrigen Gruppen, die von Roth untersucht wurden, die Extremitäten synchron gebrauchen. Die abweichende Funktion bedingt einen abweichenden Bau. Im einzelnen kann hier auf dieses physikalisch-mathematische Problem nicht weiter eingegangen werden.

δ. Der Hinterleib (abdomen).

(Fig. 6 *abd*, 7—9, 37, 44 und 49.)

1. Allgemeines.

Die Brust geht ohne scharfe Grenze (vgl. Fig. 6—9 und 57) in den langgestreckten, gegen den Thorax in den ersten Segmenten etwas verbreiterten, nach hinten zu sich verjüngenden Hinterleib über, der sich aus 8 gleichmäßig gut ausgebildeten Segmenten und einem rudimentären 9. Segment aufbaut. Die Leibesringe sind voneinander und gegen den Thorax ebenso wie die Brustsegmente durch tiefe ringförmige Einschnürungen geschieden und wie diese dorsal stark chitinisiert, so daß das Tier, von oben gesehen, am ganzen Körper gepanzert erscheint. »Es ist ein schuppig Thier, auf die Art wie ein Granat« heißt es bei

SWAMMERDAM (S. 135 — Granat = Garneele). Die Unterseite des Abdomens ist mit Ausnahme der letzten Segmente durchaus weichhäutig und verleiht im Zusammenwirken mit den ebenfalls schwach chitinisierten Intersegmentalhäuten dem Abdomen eine große Beweglichkeit, die der Ortsbewegung im Wasser zugute kommt. Die durchweg cylindrischen Segmente sind nach vorn zu etwas verjüngt und dorsal etwas abgeflacht, so daß die einzelnen Glieder ein wenig ineinander geschachtelt werden können. Das lebende Tier trägt das Abdomen aufwärts gekrümmt und macht dabei von dieser Möglichkeit Gebrauch.

Ihrem morphologischen Wert nach sind die 9 den Hinterleib zusammensetzenden Glieder als das 2. bis 10. Segment (Fig. 7: 2. (1.) bis 9. (8.) u. Fig. 49: 10. (9.)) aufzufassen, da das primäre erste Segment nach BERLESE bei fast allen Coleopteren obliteriert oder doch mit dem zweiten Segment völlig verschmilzt. Beobachtungen, die ich am Embryo von *Dytiscus* anstellen konnte (1914), scheinen diese Auffassung zu bestätigen.

2. Das 2. bis 7. (1. bis 6.) Abdominalsegment.

Die sechs ersten Abdominalsegmente — morphologisch gesprochen das zweite bis siebente — zeigen untereinander den gleichen Bau und sind dem Meso- und Metathorax ähnlich gebildet. Sie nehmen (vgl. Fig. 6—9 u. Fig. 57 *c*) an Länge vom 4. (3.) Segment ab auf Kosten der Breite zu, so daß das 2. (1.) bis 4. (3.) Segment im Durchmesser den Metathorax übertreffen, ihm aber an Länge nachstehen, während das 7. (6.) Segment an Breite die Hinterbrust nur halb erreicht, sie aber an Länge um die Hälfte übertrifft.

Die Dorsalseite der Segmente wird fast ganz von den mächtig entwickelten Tergiten (Fig. 7 und 8 *a* + *pt*, *mst* und *mtt* und Fig. 49 *tg*) eingenommen. Die trapezförmigen Chitinschilde sind vorn und hinten gerade abgeschnitten, an den Seiten etwas gerundet und, besonders in den drei letzten Ringen, nach hinten verjüngt. Die nur unbestimmt begrenzten Randpartien werden durch eine allseitig erhabene Kante von einem durch diese markierten Mittelfeld scharf geschieden. Dieses besonders stark chitinisierte mittlere Feld hat die Form eines in der Mitte verschmälerten Rechtecks mit abgerundeten Ecken. BERLESE löst jedes Tergit in dieselben Abschnitte wie die Nota auf und trennt auch hier vom vorderen Randfeld, als dem Protergit, noch ein kaum angedeutetes Acrotergit ab (s. Fig. 44). Die Abgrenzung dieses Acrotergits gelang mir nicht. Es sind daher in den Fig. 8 und 7 Acrotergit und Protergit ebenso wie am Thorax zusammengezogen gezeichnet

($a + pt$). Die Mittelfelder oder Mesotergite sind, wenigstens in den fünf ersten Segmenten, vorn etwas niedergedrückt und von der Sutura metopica (Fig. 7 *sut*) längsgeteilt. Diese platzt bei der Häutung im ersten, zuweilen in den beiden ersten Segmenten auf. Neben dem Seitenrande trägt jedes Mittelfeld einen ziemlich tiefen Längseindruck, der einem Längskiel des Endoskeletts entspricht. Starke Vergrößerung zerlegt die ganze Oberfläche in sechsseitige, nicht ganz regelmäßige Feldchen.

Die Sinnesorgane der Tergite bieten gegenüber dem Thorax wenig Besonderheiten. In den Randfeldern traf ich auf sehr wenig kleine Tasthaare, das Mittelfeld ist an Sinnesapparaten reicher. Eine Reihe langer Borsten begleitet im Bogen die Hinterecken, eine größere Anzahl verteilt sich über die Fläche, besonders in den der Mittelnaht benachbarten Partien. Kleinere Tasthaare sind fast überall anzutreffen. Keulenhaare konnte ich nicht sicher nachweisen. »Gruben ohne Kegel« erkannte ich nur an der zweiten Larvenhaut von *Dytiscus semisulcatus* Müll. (*punctulatus* Fabr.) einwandfrei als solche, dort aber auf allen sechs Segmenten.

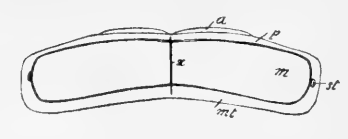


Fig. 44.
Abdominaltergit der Larve von *Dytiscus*. *x*, Sutura metopica. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 42. Nach BERLESE.

Die Stigmen. Im Gegensatz zu der beim Thorax sich findenden Verteilung besitzen die Atemöffnungen am Abdomen eine dorsale Lage und sind in den Bereich der Tergite einbezogen (s. Fig. 49 *stg*). Den Vorderecken des Mittelfeldes genähert liegt in den ersten sechs Abdominalsegmenten unmittelbar neben dem Seitenrande je ein deutlich sichtbares, schwarz konturiertes und kreisrundes Stigma (Fig. 6, 7, 8 *st* und die Figuren ALTS 1912), dessen breite Ränder etwas gegen ihre Umgebung aufgeworfen sind. Die Öffnung ist ein wenig nach hinten gerichtet und dadurch besser gegen das Eindringen von Wasser beim Vorwärtsschwimmen der Larven geschützt. Die sieben ersten abdominalen Stigmen sind untereinander im wesentlichen gleich- und ebenso gebaut wie das mesothoracale.

Die Existenz der Stigmenöffnung und einer offenen Verbindung mit dem Tracheensystem ist des öfteren bezweifelt worden, und in den meisten, gerade in modernen Arbeiten (vgl. LAMPERT 1899 S. 98, BADE 1902 S. 5, EVERTS 1903 Suppl. S. 94 u. folg., BADE 1909 S. 662) wird angegeben, das Stigma sei durch eine Membran verschlossen. Richtig ist, daß sich über den durch einen dunklen Chitinring bezeichneten äußeren Stigmenrand eine zarte Lamelle kuppelförmig vorwölbt.

Dieses Häutchen ist jedoch in der Mitte von einem schon unterm Binocular deutlich sichtbaren Porus mit unregelmäßig gezackter Peripherie durchsetzt (s. Fig. 45a, *o*). LACORDAIRE (1838 Bd. II, S. 102), ERICHSON (1841, Bem. 4 und Gen. et Spec. Staphyl. 1839) und SCHIÖDTE (1841 S. 507) geben auch bereits an, daß die Stigmen »nicht geschlossen« sind. KRANCHER (1881 S. 557) lieferte eine anschauliche Beschreibung und Abbildung, aber selbst die scharfe Polemik MEINERTS (1901, S. 349) hat bis heute die herrschende Auffassung nicht erschüttern können.

An den äußeren Chitinring des Stigma schließt sich nach innen zu die in ein langes und weites Rohr ausgezogene Stigmengrube (Fig. 45a, *stg*; Stigmenhals) an, deren Wandung eine sehr unregelmäßige Spiralzeichnung und einen dichten Besatz sehr feiner Haare erkennen läßt (vgl. KRANCHER, 1881 S. 557 und ALT, 1912 Fig. 2a). Ich lasse es dahingestellt, ob diese Härchen den in den Tracheen zahlreicher Insekten, z. B. der Imago von *Hydrophilus* (BERLESE, 1909 S. 820 und Fig. 522), *Procrustes* (LEYDIG) und *Lampyris* (GERSTAECKER, 1874 S. 129), aufgefundenen Hohlhaaren identisch sind. Eine etwas eingehendere Beschreibung dieser Verhältnisse findet sich in der inzwischen erschienenen Arbeit ALTS (1912), auf die hier verwiesen werden kann.

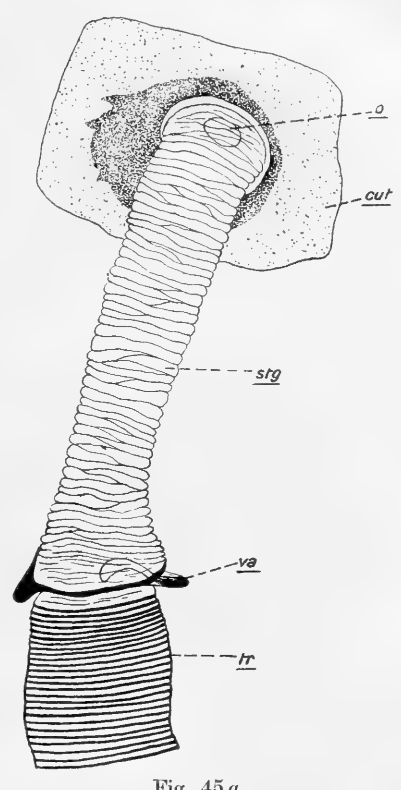


Fig. 45 *a*.
Abdominales Seitenstigma der erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. mit einem Teil seiner Trachee *tr* und der Körpercuticula *cut*; *o*, Eingang zur Stigmengrube *stg*; *va*, Verschlußapparat. Etwas schematisiert.

Die Stigmengrube geht direkt in einen Zweig der Seitenhaupttrachee *tr* über. Die Grenze wird durch den Beginn des Spiralfadens und außerdem durch einen gut ausgebildeten Verschlußapparat *va* charakterisiert, der von ALT näher untersucht wurde. Ich konnte bei einer Nachprüfung ALTS Befunde im wesentlichen bestätigen, bemerke

aber, daß das von ALT als »Verschlußhügel« bezeichnete Element etwas anders ausgebildet ist, als ALTS Figuren vermuten lassen (s. Fig. 7a und b). Die Klemmvorrichtung besteht, wie das nebenstehende Schema (Fig. 45b) illustrieren möge, aus der die Trachee zur Hälfte umspannenden Chitinspange *f*, dem Verschlußhebel *vh* und dem Muskel *vm*, der die beiden einander gegenüberliegenden Chitinvorsprünge *vk* und *uvm* miteinander verbindet; bei seiner Contraction drückt er den stark hakenförmig gekrümmten Verschlußhebel mit seinem einwärts gebogenen, freien und zu dem Hebel *vbl* ausgezogenen Schenkel gegen die weichhäutige Tracheenwand, klemmt also das Lumen der Trachee ab.

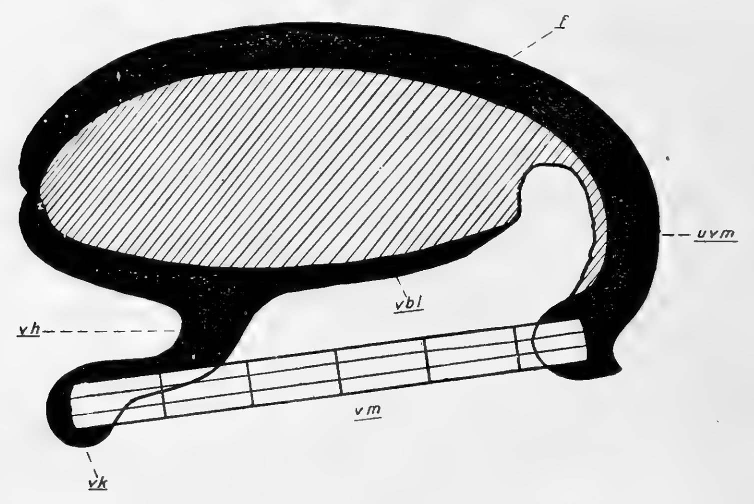


Fig. 45*b*.

Schema des Verschlußapparats des letzten Stigma einer Larve von *Dytiscus marginalis* L. 3. Stadium. *f*, Verschlußfalte; *vh*, Verschlußhebel mit dem Verschlußbügel *vbl*; *vm*, der die Chitinzapfen *vk* und *uvm* verbindende Verschlußmuskel.

ALT rechnet den Verschlußhebel *vbl* mit Recht der Trachee zu und faßt ihn als eine Verstärkungsleiste ihrer Wandung auf. Meine Präparate drängen ohne weiteres zu der Annahme, daß der Verschlußbügel durch Zusammentreten und Verschmelzung mehrerer Windungen des Spiralfadens entstanden ist (vgl. auch PORTIER 1911 S. 236). Dementsprechend ist der Verschlußbügel gegen den Hebel scharf abgesetzt, gegen die Tracheenwand aber so undeutlich abgegrenzt, daß er sich nur an abgestreiften Larvenhäuten und auch dann nur nach geeigneter Behandlung des Objekts nachweisen läßt. Besser als an den Seitenstigmen sind alle Elemente des Verschlußapparats und somit auch der in Rede stehende Bügel am letzten Stigmenpaar des Körpers aus-

gebildet (s. u.). Kann ich somit ALTS Angaben über die Zahl der Elemente des Verschlußapparats durchaus bestätigen, so weichen meine Resultate über ihre Anordnung doch in einem Punkte von seinen Befunden ab. Ich bemerke indessen, daß diese Differenz ALTS Angaben über die Mechanik des Apparats kaum berührt. In dieser Hinsicht kann ich mich seiner Auffassung durchaus anschließen. ALT läßt in seinem Schema Fig. 26 den Verschlußhebel *vh* mit dem Verschlußbügel *vbl* eine

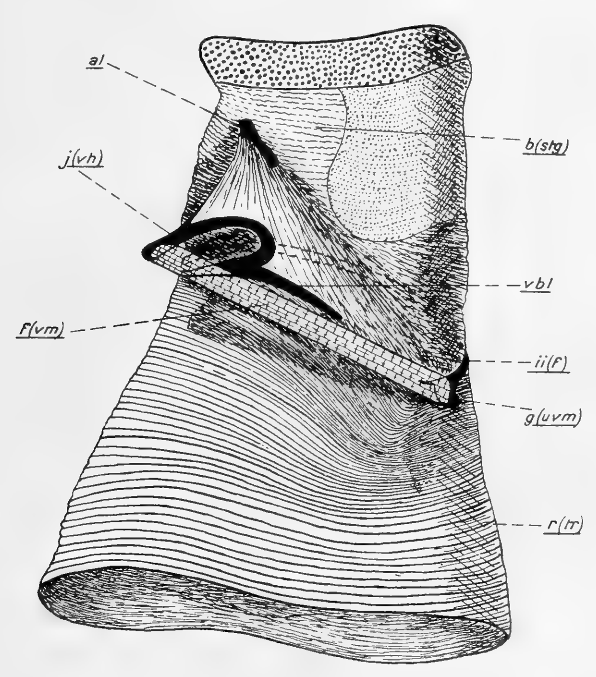


Fig. 45*c*.

Region des Verschlußapparats des linken letzten Stigmas. Von der rechten Seite gesehen. Nach einer abgestreiften 3. Larvenhaut von *Dytiscus marginalis* L. *b* (*stg*), Stigmengrube; *r* (*tr*), Trachee; *f* (*vm*), der den Verschlußhebel *j* (*vh*) mit dem Chitinzapfen *g* (*uvm*) verbindende Verschlußmuskel. Bei seiner Contraction wird der Verschlußbügel *vbl* gegen die Chitinfalte *ii* (*f*) auf der Rückwand der Trachee gepreßt, das Lumen der Trachee also abgeklemmt. Stark vergrößert.

allseitig geschlossene Kurve bilden. Ich stellte indessen fest, daß diese Kurve (s. Fig. 45a) offen ist, daß der Apparat also bis ins Kleinste ebenso organisiert ist wie bei den Imagines, bei denen ALT den Verschlußapparat richtig darstellt. Ich bemerke, daß ALTS Fig. 26 sich in das hier gegebene Schema (Fig. 45b) ohne weiteres umwandelt, wenn man den vom Verschlußbügel und seinem Hebel umschriebenen Halbkreis mit Chitin ausgefüllt denkt. So unbedeutend die sich hier ergebende Abweichung in der Anordnung der Elemente für die Mechanik

des Apparats ist, so bedeutsam ist sie für das Verständnis der Häutung. Ein Verschlußapparat, wie Alt ihn beschreibt, würde dem Hautwechsel unüberwindliche Hindernisse entgegenstellen. Bei der Häutung wird bekanntlich auch die Chitinauskleidung der Tracheen und ihres Verschlußapparats abgestoßen. Bei der von Alt angenommenen chitinösen Verbindung zwischen Trachee und Verschlußbügel wäre das Abstreifen des Chitins ohne Verletzung der Weichteile des Tieres ausgeschlossen. Die wirklich vorhandene Anordnung setzt, wie ein Blick auf die Fig. 39 b dartun dürfte, keine Hindernisse entgegen.

Das Vorhandensein eines Verschlußapparats macht es von vornherein wahrscheinlich, daß Stigmengrube und Trachee miteinander in einer offenen Verbindung stehen, die durch das Eingreifen der Klemmvorrichtung unterbrochen werden kann. Diese Annahme wird weiter gestützt durch die Gegenwart von Luft in der Stigmengrube. Einwandfrei bewiesen wird sie durch die Beobachtung gelegentlichen und künstlich herbeiführbaren Austritts von Luftblasen aus den Stigmen (kürzlich (1913) bestätigt von Brocher!). Dadurch ist gleichzeitig der interessante Nachweis erbracht, daß die in den Tracheen eingeschlossenen Gase durch die Seitenstigmen mit der Luft der Außenwelt in offener Verbindung stehen. Auf die Wichtigkeit dieses Momentes für die Physiologie der Atmung sei bereits an dieser Stelle hingewiesen.

Nicht selten erscheint die Stigmengrube z. T. mit einer Flüssigkeit gefüllt, über deren Natur und Herkunft ich mir noch keine Klarheit verschaffen konnte. Die Annahme liegt nahe, sie für infolge der Capillarwirkung eingedrungenes Wasser zu erklären, das mit der ersten Luftblase wieder aus dem Körper herausgetrieben wird. Dann wäre die Flüssigkeit natürlich gasdurchlässig, und in diesem Sinne hat sich bereits vor langer Zeit Sprengel geäußert (1815). Ähnliche Verhältnisse sollen auch beim Gabelschwanz obwalten. Für gewöhnlich enthält die Stigmengrube indessen kein Wasser. Die Tracheenluft füllt den Stigmenapparat vollständig aus.

Die biologische Bedeutung dieser abdominalen Stigmen der *Dytiscus*-Larve ist bislang nur von Alt gestreift worden, der annimmt, daß sie für die Atmung nicht in Betracht kommen, so lange sich die Larve im Wasser befinde (1912 S. 420), aber funktionsfähig werden, sobald das Tier sich zur Verpuppung an Land begibt. Portier, der sich außerordentlich eingehend mit der Physiologie der Larvenatmung befaßt hat, ohne indessen der Morphologie die nötige Aufmerksamkeit zu schenken, spricht den Seitenstigmen jegliche respiratorische Be-

deutung ab und bezeichnet sie als »faux stigmates« (1911—1912 S. 229) »qui restent inperforés pendant la durée de la vie larvaire«. Diese Auffassung ist nach dem Gesagten wohl unhaltbar. Man muß Alt unbedingt zustimmen, daß die Seitenstigmen der Larve im Lager während der Vorbereitung zur Puppenruhe die gesteigerte Respirationstätigkeit erleichtern helfen. Es bleibt aber fraglich, ob sie während des Wasserlebens wirklich bedeutungslos sind. Wenn sie schon für die Inspiration kaum in Betracht kommen dürften, so bliebe doch zu prüfen, ob sie nicht bei der Abgabe der verbrauchten Atemluft eine Rolle spielen.

Brocher (1913) steht in seiner soeben erschienenen Arbeit auf dem Standpunkt, daß die Seitenstigmen unter normalen Bedingungen funktionslos sind (»sont inutilisés«), dagegen unter gewissen Umständen in Funktion treten. Brocher beobachtete Luftaustritt aus den Seitenstigmen bei halberstickten Larven, als sie sich in Atemstellung befanden. Das gleiche Phänomen begleitete die Atembewegungen einer dem Puppenlager entnommenen und wieder ins Wasser gesetzten Larve. Ich füge hinzu, daß man bei verpuppungsreifen Larven jederzeit dem Abdomen leicht Luftblasen entlocken kann durch leichtes Aufstoßen des Wohnbehälters auf seine Unterlage. Für mich war diese Erscheinung sogar jahrelang das wichtigste Kriterium für die Feststellung des Entwicklungsstadiums meiner Zuchtlarven. Wenn sich die Exspiration durch die Seitenstigmen bei der Larve unter Umständen in so auffallender Weise vollzieht, darf man wohl mit Recht annehmen, daß diese Stigmen bei älteren Larven jederzeit bei der Abgabe der verbrauchten Atemluft mitwirken. Dieser Prozeß braucht sich durchaus nicht, wie Brocher anzunehmen scheint, durch die Abgabe sichtbarer Luftblasen zu dokumentieren. Es ist vielmehr anzunehmen, daß die aus den Stigmen austretende Kohlensäure in gelöstem Zustande im Wasser festgehalten wird. Die Tracheen erstickter Larven sind, wie Brocher ebenfalls festgestellt hat, frei von Luft. Wo blieb die Kohlensäure? Ich muß es mir indessen versagen, hier auf dieses physiologisch interessante Gebiet mich näher einzulassen.

Die Ventralseite der 6 ersten Hinterleibsegmente besitzt einen weniger komplizierten Bau als die Rückenfläche. Ihre Sternite sind durchaus weichhäutig, wenn auch durch Quer- und Längsfalten in bestimmter Weise gegliedert (s. Fig. 8, 9 und 37). Die vielleicht noch den Pleuren zuzurechnenden Seitenteile (s. Fig. 8 und 9) sind durch tiefe Längsfurchen von dem eigentlichen sternalen Felde abgetrennt, das seinerseits wieder durch zwei Querfurchen in drei Unterfelder zerlegt wird. Berlese (s. Fig. 3) spricht diese, der am Thorax getroffenen Ein-

teilung entsprechend, als Acro- + Prosternit (*a* + *p*), Mesosternit (*m*) und Metasternit (*mt*) an. Ohne diese Einteilung kritisieren zu wollen, möchte ich mir den Hinweis erlauben, daß sich vor dem als Acro- + Prosternit aufgefaßten Feld noch ein vierter Bezirk (Fig. 8 und 9 *v*) abgrenzt, der etwas geringer an Umfang und tiefer gelegen ist als die drei genannten, ihnen aber im übrigen gleichwertig zu sein scheint. Jedenfalls dürfte er kaum der intersegmentalen Region zuzurechnen sein.

Die Sinnesorgane der Ventralseite. Das Metasternit und die zentralen Partien des Mittelfeldes sind neben einigen normalen, langen Tastborsten und »Keulenhaaren« mit nach hinten gerichteten, kurzen, kräftigen Haaren (Fig. 46) besetzt, über deren eigenartigen Bau ich mir bis zur Stunde keine Klarheit verschaffen konnte. Sie sind in kleinen, halbkugeligen Gruben eingelenkt, verjüngen sich zur Spitze hin nicht und scheinen von oben nach unten abgeplattet zu sein. Ob sich der Inhalt ihres Porenkanals in das Haar fortsetzt, oder ob die Mittelfläche ganz außerordentlich dünn ist, kann ich ebensowenig beantworten, wie die Frage nach der Funktion der Gebilde. Einmal scheinen sich Übergänge zu den »Keulenhaaren« zu finden, dann aber ist auch ihre Ähnlichkeit mit den ruderförmigen Haaren am Stirnrand unverkennbar. Bei der Imago scheinen, so weit ich aus Hochreuthers Arbeit (1912) ersehe, keine Haargebilde vorzukommen, die sich mit den in Rede stehenden vergleichen lassen.

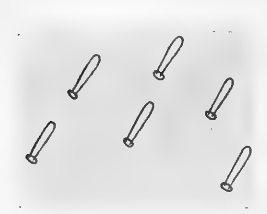


Fig. 46.
Sinneshaare vom 7. (6.) Sternit der Larve von *Dytiscus marginalis* L. Stark vergrößert.

3. Das 8. (7.) Abdominalsegment.

Das siebente Segment, morphologisch gesprochen das achte (Fig. 7: 8. (7.)) ist etwa so lang wie das 7. (6.), aber nur $^2/_3$ so stark und hinten noch etwas schwächer als vorn. Dem Rückenschild fehlen die beiden Längseindrücke. Seine Seiten sind weiter nach unten gezogen und setzen sich in die Bauchfläche ein Stück fort (Fig. 9), so daß das Tergit im Querschnitt einen $^3/_4$ Kreis beschreibt. Die schwach gerundeten Seiten bilden mit den geraden Vorder- und Hinterrändern ziemlich scharfe Winkel. Die Ränder sind fast gar nicht abgesetzt und nicht gekantet. Die Grenze zwischen den Rücken- und den Seitenteilen der Chitinplatte wird durch einen Saum sehr dicht gestellter, nach hinten gerichteter Schwimmhaare (s. Fig. 6, 7, 8, 9 und 49) bezeichnet, der zwei bis drei Haarreihen stark ist. Zwischen diesem und dem Seitenrand des Schildes liegt kurz vor der Mitte des Segments das

siebente **Stigma** des Hinterleibs (Fig. 9: 7 *st* und Fig. 49: 7. Stigma), das sich nicht von den beschriebenen unterscheidet. Das ganze Tergit ist fein gerunzelt und in derselben Weise, nur etwas dichter mit Hautsinnesorganen besetzt wie die vorhergehenden. Das häutige Sternit ist nur sehr undeutlich gegliedert und ganz mit mittellangen, stumpfen bis spitzen Kegeln oder Zapfen (s. Fig. 47) besetzt, von denen sich die meisten auf einem kleinen, dunkel getönten Hügel erheben und nach hinten gerichtet sind. Diese Kegel bilden den Übergang zwischen den kurzen, abgestumpften, flachen Haaren des 4. (3.) bis 7. (6.) Segments

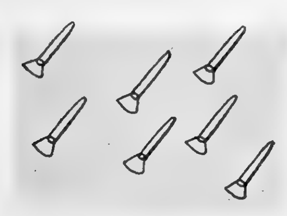


Fig. 47.
Sinneshaare vom 8. (7.) Sternit. Stark vergrößert.

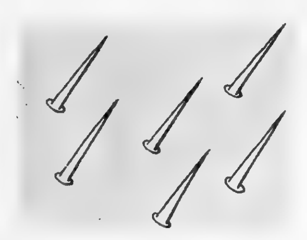


Fig. 48.
Sinneshaare vom 9. (8.) Sternit. Stark vergrößert.

zu den längeren, in eine scharfe Spitze ausgezogenen Borsten mit kreisrundem Querschnitt des 9. (8.) Segments (Fig. 48).

4. Das 9. (8.) Abdominalsegment.

Das achte, morphologisch gesprochen das neunte Segment[1] (Fig. 7 und 49: 9. (8.)) bildet den letzten von oben sichtbaren Leibesring. Es ist im Gegensatz zu allen übrigen durchaus hornig, röhrenförmig, nach hinten etwas verjüngt, nur halb so stark wie das 8. (7.), aber um die Hälfte länger und bietet in mehrfacher Hinsicht anatomische Besonderheiten. Es mißt 7 mm und mehr. Tergit und Sternit sind nicht gegeneinander abgesetzt. Die Seiten sind dicht mit Schwimmhaaren besäumt (Fig. 6—9 und 49), die mit denen des 7. Segments in einer Flucht stehen. Der quergerunzelte Rücken ist mit wenigen großen, reichlicher mit kleinen, schlanken Tasthaaren besetzt. Kleine Keulenhaare sind zahlreich, »Gruben ohne Kegel«, wie es scheint, gar nicht

[1] Die besonders bei älteren Autoren zu findenden Angaben von 8, 9, 11, 12 und 13 »Leibesringen« beruhen teilweise darauf, daß bei den einen der Kopf, bei anderen der Thorax, bei den meisten das 9. Abdominalsegment nicht mitgezählt wurde, oder auf Irrtümern, wie die Figuren Rösels (Ins. aquat. 1. Cl. tab. I, Fig. 2—7), Sturms (1834, Bd. 8, Taf. 186v.) und Reitters (1908, Bd. 1, tab. 39, Fig. 6a) zeigen.

vorhanden. Ventral stehen sehr dicht die in Fig. 48 skizzierten mittellangen Borsten. Ihre Basis ist in die Fläche nur wenig eingelassen. Der noch ein Stück ins Körperinnere hinein von einer dicken Chitinwand umkleidete Porenkanal setzt sich in das Haar fort.

Das achte Segment zeigt ventral am Ende einen halbkreisförmigen Ausschnitt (s. Fig. 9 und 49) und ist oben in eine kleine Spitze ausgezogen, unter der die achten, einander stark genäherten **Stigmen** liegen. Das achte und letzte Stigmenpaar des Körpers (Fig. 8 und 49: 8. Stigma) ist bei weitem das größte der 10 vorhandenen Paare und physiologisch das wichtigste. Es deckt den ganzen Inspirationsprozeß während des Wasserlebens der Larve und besitzt einen dementsprechend komplizierten, von der Organisation der abdominalen Seitenstigmen in mancher Hinsicht abweichenden Bau, der erst kürzlich von ALT eine eingehende Würdigung erfahren hat. ALT hebt als besonders bemerkenswert hervor, daß das 8. abdominale Stigmenpaar zwar in mancher Beziehung bedeutend höher ausgestaltet ist als die übrigen, mit ihnen aber im Bauplan des Verschlußapparats völlig übereinstimmt. Ich konnte mich von der Berechtigung dieses Ausspruchs überzeugen und möchte auf diese Feststellung besonderes Gewicht legen, weil kürzlich BROCHER (1913) in einer an feinen und exakten Beobachtungen reichen Arbeit ALTS Studien einer Kritik unterzieht und einleitend seine Darstellung der Anatomie des Tracheensystems abfällig und wohl unbeabsichtigt hart beurteilt. Im Text finde ich indessen nur an einer Stelle eine Ausstellung über die Arbeit ALTS und diese betrifft seine Darstellung des Verschlußapparats. BROCHER vermißt in seinen Präparaten den von ALT und auch von PORTIER (1911) beschriebenen Verschlußbügel. Er gibt an, daß dort, wo der Chitinhebel bei der Contraction des Verschlußmuskels gegen die Trachee drückt, um diese abzuklemmen, das Chitin nicht nur keine Verstärkung aufweist, sondern im Gegenteil bemerkenswert weich und dünn ist. Ich nahm daraufhin eine erneute Untersuchung des Verschlußapparats vor und legte meine Befunde in den beiden Fig. 45b und 45c nieder. Die beiden Abbildungen lehnen sich möglichst eng an BROCHERS Skizzen Fig. IVA und C an, d. h. ich gab meinen der Figur zugrunde gelegten Präparaten zur Erleichterung eines Vergleichs die von BROCHER gewählte Orientierung. Fig. 45c gibt den mit dem Zeichenapparat aufgenommenen Verschlußbezirk des linken Stigmas von der rechten Seite gesehen wieder. Die Bezeichnungen decken sich mit denen BROCHERS. Die entsprechenden Abkürzungen ALTS sind in Klammern beigefügt. Ein Vergleich der Figur BROCHERS mit der hier gegebenen Abbildung dürfte ohne umständliche

Erklärung ergeben, daß die Elemente beider sich zur Deckung bringen lassen bis auf ein am Fuße des Verschlußhebels *j* (*vh*) entspringendes, in meiner Figur schwarz gehaltenes Chitinstück *vbl*, das in die Wandung der Trachee an der Stelle eingelassen ist, wo der Spiralfaden der Trachee endet und die zarte Wand der Stigmengrube beginnt. Dieses Stück ist als eine Differenzierung des Spiralfadens aufzufassen, entspricht also in Bau, Lagerung und Funktion durchaus dem Verschlußbügel der übrigen Stigmen der Larve und denen der Imago. Es erscheint demnach angebracht, ihm auch die gleiche Bezeichnung zu geben, wie ALT vorschlug. Daß BROCHER diese Chitinspange übersah, darf wegen der Kleinheit des Objekts nicht wundernehmen. Der Verschlußbügel wird deutlich erst an abgestreiften Larvenhäuten des 3. Stadiums sichtbar, ist dann allerdings ziemlich scharf ausgeprägt und deutlicher gegen die Trachee abgegrenzt als bei den Seitenstigmen. Die Mechanik des Apparats dürfte sich so vollziehen, wie ALT vermutet. Wenn sich der Verschlußmuskel *f* (*vm*) kontrahiert, wird der Verschlußbügel gegen die Tracheenwand gedrückt, nimmt diese mit sich, und preßt sie so gegen die Chitinfalte *ii* (*f*) der gegenüberliegenden Seite, daß das Lumen der Trachee abgeklemmt wird. Ein Blick auf das Schema Fig. 45b dürfte diesen Mechanismus ohne weitere Erklärung erläutern. Die Abklemmung der Trachee wird dadurch wesentlich erleichtert, daß die dem Verschlußbügel benachbarten Teile der Tracheenwand nur sehr dünn chitinisiert sind und somit dem Drucke des Verschlußhebels keinen Widerstand entgegensetzen. In dieser Beziehung stimme ich mit BROCHER durchaus überein. Bemerkt sei noch, daß der Verschlußhebel, wie BROCHERS Figur wohl andeuten soll, noch in besonderer Weise an der Wandung der Stigmengrube fixiert ist. Man bemerkt in der Wand über dem Hebel ein stark chitinisiertes Chitinstück *ab*, an dem der Verschlußhebel mit Hilfe einer dünnen Chitinhaut aufgehängt ist. Eine homologe Bildung traf ich auch bei den Stigmen von *Cybister*. Ich lasse es dahingestellt, ob zwischen diesem wohl zweckmäßig als »Angel« zu bezeichnenden Chitinplättchen und dem Verschlußhebel auch contractile Elemente eingebaut sind. Da in allen übrigen Fragen sich die Angaben BROCHERS und ALTS in keiner Weise widersprechen, hatte ich keine Veranlassung, in das Studium der Stigmen näher einzugehen. Ebensowenig ist hier der Ort, die Physiologie des Atemprozesses zu erläutern. Ich nehme indessen zu der Bemerkung Gelegenheit, daß unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet durch die Arbeiten BROCHERS eine erfreuliche Bereicherung erfahren haben, und füge hinzu, daß die Resultate meine eigenen Untersuchungen

der einschlägigen Fragen sich mit den Befunden Brochers in weitgehender Übereinstimmung befinden, sich aber gleichzeitig mit diesen in vielen Punkten in Gegensatz zu den Angaben Portiers (1910—1911) stellen. Beiläufig sei erwähnt, daß Portiers Darstellung von Bau und Wirkungsweise des Verschlußapparats (vgl. seine Fig. 31, 32, 33 und Text S. 234 ff.) bei *Dytiscus* und *Cybister* einer Nachprüfung nicht standhält. Das gleiche gilt für zahlreiche Einzelangaben des französischen Autors in seinem großangelegten Werk über die Atmung und Verdauung der Wasserinsekten, so daß der Wert dieser im ganzen viel neue und praktisch wichtige Beobachtungen bringenden Arbeit durch Ungenauigkeiten in den Einzelheiten leider stark verliert.

5. Das 10. (9.) Abdominalsegment.

Mehr als 8 Leibessegmente sind bei oberflächlicher Untersuchung an der *Dytiscus*-Larve nicht zu bemerken. Das Abdomen scheint mit dem 9. (8.) Segment nach hinten zu abzuschließen. Bei der Sektion abgestreifter Larvenhäute trifft man indessen unter dem 8. Stigmenpaar in dem ventralen Ausschnitt des vorletzten Leibesringes ein kleines Chitinplättchen an (Fig. 49: 10. (9.)), das seitlich die beiden Cerci trägt, und unter dem der Darm in einem kleinen Porus am Körperende mündet. Zweifellos[1] handelt es sich hier um das im Tergit ausgebildete zehnte (9.) Segment, das beim Embryo, wie bereits Korschelt (1912) festgestellt hat und kürzlich von mir bestätigt wurde, normal angelegt, später aber teilweise rückgebildet wird und erst bei der Puppe bzw. bei der Imago wieder mehr hervortritt.

Bei einem Teil der Larven fand ich das 10. (9.) Segment deutlich zweilappig, bei anderen schien es mir aus einem Stück zu bestehen. Da bei den Imagines das 10. (9.) Segment des Männchens ungeteilt, das des Weibchens aber längsgeteilt ist, wäre hier vielleicht ein Geschlechtskennzeichen der Larven gegeben, das einzige, das ich anzugeben vermöchte.

6. Die Cerci.

Das 10. (9.) Segment trägt als gelenkig mit ihm verbundene Anhänge die beiden Cerci (Fig. 6—9cc, 49, 51f und 56). Diese repräsentieren sich als schlanke, nur an der Basis etwas einwärts gebogene, von oben nach unten ein wenig abgeplattete Griffel und sind in eine sehr feine Spitze ausgezogen. Eine Gliederung fehlt. Sie messen an 4 mm,

[1] Gegen Meinert, der die Auffassung vertritt: »Le neuvième segment abdominal manque comme tel . . .« (1901, S. 430 u. ff.).

sind also reichlich halb so lang wie das 9. (8.) Segment, aber im Vergleich zu den homologen Organen anderer Dytiscidenlarven kurz. Beiderseits sind sie von der Basis bis zur Spitze gefiedert, d. h. mit einer

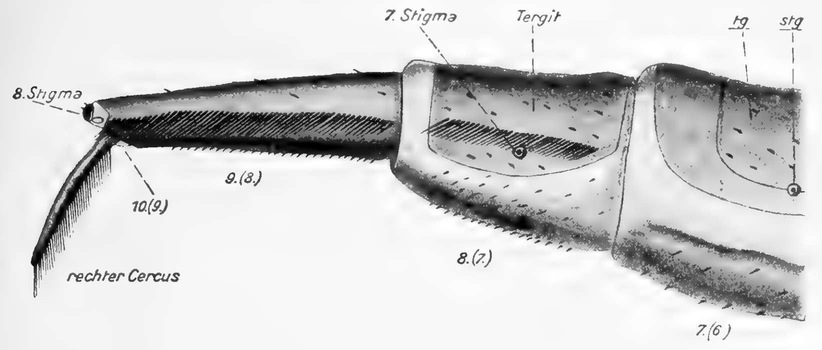


Fig. 49.
Das 7. (6.) bis 10. (9.) abdominale Segment einer erwachsenen Larve von *Dytiscus marginalis* L. *tg*, Tergit; *stg*, 6. Seitenstigma. Vergrößert.

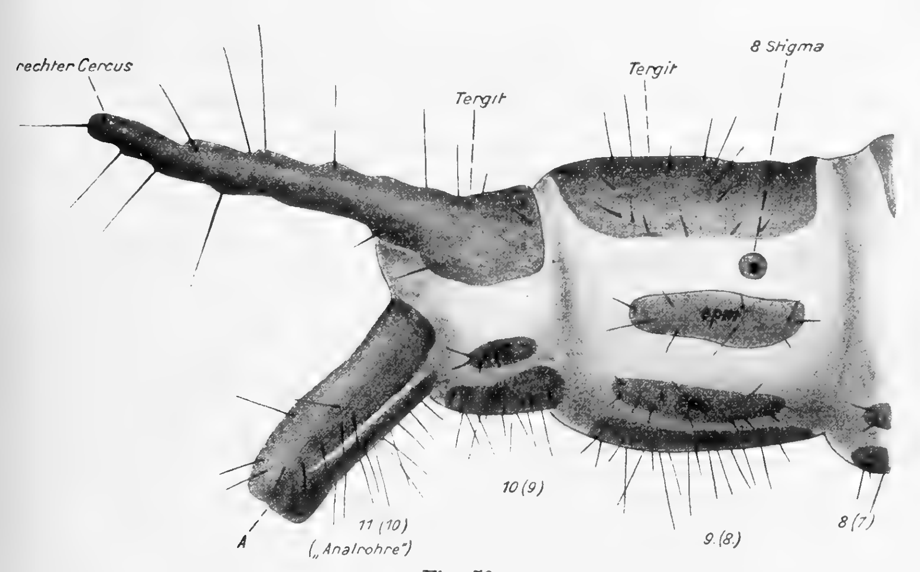


Fig. 50.
Das 8. (7.) bis 11. (10.) Abdominalsegment einer erwachsenen Larve von *Broscus cephalotes* F. *A*, After; *epm*, Epimeren; *eps*, Episternen; *st*, Sternum. Vergrößert.

dichten Reihe von Schwimmhaaren besetzt. Einige wenige lange Borsten verteilen sich auch über die Rückenfläche. Ebendort stehen an der Basis ein paar »Gruben ohne Kegel«, eine auch an der Spitze. Die Spitze selbst ist bei der Gattung *Dytiscus* nicht weiter ausgezeichnet.

Die morphologische Natur dieser Anhänge ist bislang nicht recht geklärt. TASCHENBERG (1892 S. 48) benennt sie »Tracheenkiemen«. Da die in Rede stehenden Gebilde aber mit dem Tracheennetz in gar keiner Verbindung stehen, bedarf diese Auffassung wohl keiner Diskussion.

Im allgemeinen pflegen die Anhänge der letzten Abdominalsegmente der Insektenlarven als Cerci und Styli bezeichnet zu werden. Beide Namen sind nicht gleichwertig, aber trotzdem oft für dasselbe Organ im Gebrauch, da in den Definitionen bislang keine Übereinstimmung erzielt werden konnte. Nach BÖRNER (1914 S. 686), dessen Definition ich denen von VERHOEFF (1895 S. 166—168) und ZIEGLER (1911 S. 111) vorziehe, sind als Cerci die Pleopodien des praetelsonalen Körpersegments, als Styli die Exopodite der Gonopodien zu bezeichnen. Beides sind also Extremitäten und somit ventrale Bildungen. Bei *Dytiscus* inserieren die Abdominalanhänge ausgesprochen ventral und zwar am 10. (9.) Segment, d. h. am Genitalsegment. Da ich außerdem entwicklungsgeschichtlich feststellen konnte, daß die Cerci der Dytiscuslarve denen der Puppe homolog sind und daß in ihnen die Parameren des Männchens angelegt werden, dürfte die Bezeichnung »Styli« dem morphologischen Charakter der genannten Abdominalanhänge mehr gerecht werden als der Ausdruck Cerci. Wenn trotzdem an dem letzteren in dieser monographischen Arbeit festgehalten ist, so geschah dies lediglich deshalb, weil der Name »Cerci« für die Schwanzborsten der Dytiscuslarve allgemein üblich ist.

Bekanntlich sind auch die Carabidenlarven mit sogenannten »Cerci« ausgerüstet, die am gleichen Segment wie bei *Dytiscus* auftreten, aber dorsal liegen und mit dem Körper nicht artikulieren, so daß eine Homologisierung sich nicht ohne weiteres rechtfertigen läßt.

BERLESE (1909 S. 334) bezeichnet die in Rede stehenden Gebilde als »Corniculi« und stellt sie in Gegensatz zu den echten Cerci. Auf seine Begründung kann hier nicht eingegangen werden. Ich sehe daher auch von einer Kritik der Auffassung ab und bemerke nur, daß der Name »Corniculi« zwar für die hornähnlichen Anhänge der Carabiden und ihre näheren Verwandten paßt, der Gestalt der entsprechenden Organe bei anderen Carabiden (*Lorocera*, *Abax* usw.) und vieler Dytisciden (*Laccophilus*, *Jlybius*, *Platambus*) aber keine Rechnung trägt. Die fühlerartigen, reich gegliederten, zuweilen den Körper der Tiere an Länge erreichenden Anhänge dieser Formen — mir liegt eine 11 mm lange, nicht näher bestimmte Carabidenlarve aus dem Kapland vor mit 9 mm langen, in reichlich hundert Segmente aufgeteilten Cerci! (s.

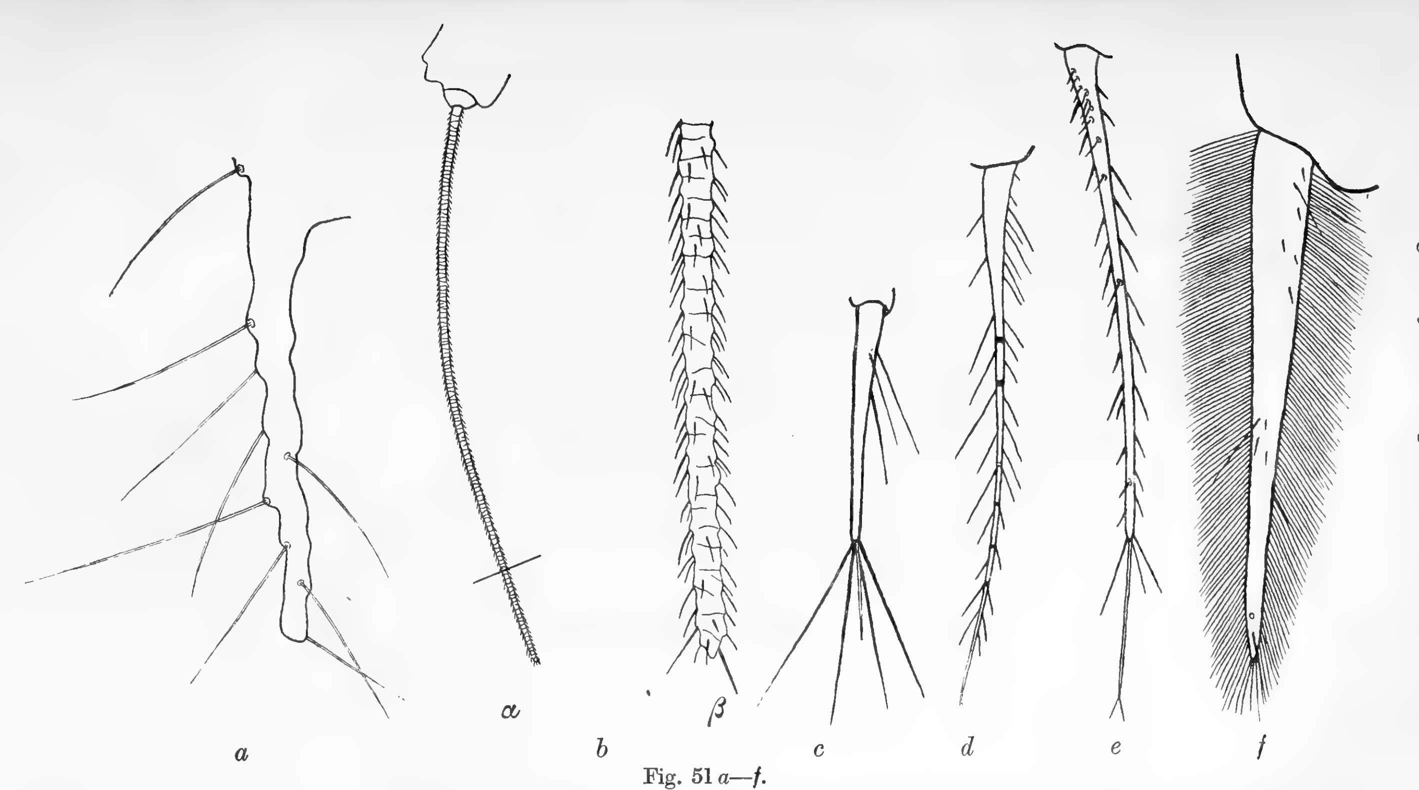


Fig. 51 *a—f*.

Rechte Cerci von Carabiden- und Dytiscidenlarven, von unten gesehen. a) *Broscus cephalotes* F.; b) Exotische Carabidenlarve (Kapland), α) der ganze Cercus und seine Verbindung mit dem Abdomen, β die Spitze des Cercus, stärker vergrößert; c), d), e), Larven primitiver Dytisciden; f), *Dytiscus marginalis* L., 2. Stadium.

Fig. 51 b) — erinnern wenigstens gestaltlich sehr an die Reife der niederen Insekten.

Die biologische Bedeutung der Cerci für die Dytiscidenlarve ist umstritten. Die Cerci der Carabidenlarven sind ihrer Hauptfunktion nach als Organe des Tastsinns anzusprechen. Sie repräsentieren sich entweder als kurze, beborstete Fortsätze, die dem 10. (9.) Tergit starr aufsitzen (s. Fig. 51a), oder erscheinen in einer höheren Form der Ausbildung als reichgegliederte Anhänge, welche die kleinbleibenden Antennen an Funktionswert weit zurücktreten lassen (Fig. 51b). Bei den Dytisciden besitzen die gleichgenannten Organe bei den primitivsten Formen der Familie (s. Fig. 51c und d) einen ähnlichen Bau. Bereits bei den Hydroporinen findet sich aber die wichtige morphologische Abweichung gegenüber den Carabiden, daß die Cerci gelenkig mit dem Körper verbunden sind und ventral inserieren. Ihre ursprüngliche Funktion haben sie indessen beibehalten. Es sind Organe des mechanischen Sinns. Zumeist (*Agabus*, *Jlybius*, *Colymbetes*, *Rhantus*, *Laccophilus*, *Hydaticus*) ist die Spitze zu diesem Zweck besonders ausgestaltet (Fig. 51e), während der Borstenbesatz der Fläche mehr zurücktritt.

Da die zum Atmen aufsteigenden Larven die Cerci aufwärts gerichtet tragen, ist anzunehmen, daß sie die Perception des Wasserspiegels vermitteln helfen, also zum Prozeß des Luftschöpfens in Beziehung treten. In dieser Richtung haben sich die Cerci bei den höher stehenden Dytisciden vervollkommnet. Sie verlieren die Gliederung und fixieren das Tier in der Atemstellung am Wasserspiegel (vgl. Fig. 57a u. c). In der Literatur wird dieser Vorgang in der Regel so gedeutet, daß die Cerci unbenetzbar sind und daher am Wasserspiegel infolge der Oberflächenspannung festgehalten werden. Die Larve soll sich mit den Cerci an der Oberfläche aufhängen und dadurch die Stigmen in Contact mit der Atmosphäre bringen. Brocher (1910 S. 34ff.) hat indessen festgestellt, daß diese Auffassung auf falschen Voraussetzungen beruht. Die Stigmen und ihre nächste Umgebung sind zwar vom Wasser unbenetzbar, die Cerci selbst aber sind in keiner Weise gegen die Benetzung geschützt. Brocher deutet die Mechanik ihrer Wirkungsweise beim Luftschöpfen daher in anderer Weise. Wenn eine *Dytiscus*-Larve zum Atmen aufsteigt, so berühren zunächst die Cerci die Oberfläche und drücken, da sie benetzbar sind, den Wasserspiegel nach oben (s. Fig. 52). Sie stützen sich von unten gegen die Oberfläche, bleiben aber selbst unter Wasser. Sie bilden einen Winkel, an dessen Schenkelspitzen (vgl. Fig. 52) die Abstoßung von der Oberfläche als

nach unten ziehende Kraft angreifend zu denken ist. Im Scheitelpunkt des Winkels liegen die Stigmen. Diese selbst sind unbenetzbar. An diesem Punkte findet also dank der Oberflächenspannung eine Anziehung statt. An den Stigmen ist die Larve am Wasserspiegel aufgehängt. Hier ist also im Gegensatz zu der an den Cerci wirkenden Kraft eine nach oben ziehende Kraft zu denken, die durch den Auftrieb der beim Atmen stets unterkompensierten Larve verstärkt wird (s. Fig. 52). Die atmende Larve ist somit an drei Punkten ausreichend fixiert. Will die Larve die Oberfläche verlassen, so wirken die mechanisch unter der Oberfläche festgehaltenen Cerci als Hebel, welche die Loslösung vom Wasserspiegel der fortstrebenden Larve erleichtern. — Der Cerci beraubte Larven sind anfangs nicht imstande, sich in normaler Atemstellung zu fixieren. Sie stellen sich mit der Körperachse nicht vertical zum Wasserspiegel ein, sondern legen sich — eine Erscheinung, die ich Brocher bestätigen kann — mit der ganzen Ventralseite der Oberfläche an. Sie sind mit den Cerci zweier der drei Stützpunkte beraubt, die ihnen die für die Atmung günstigste Einstellung ermöglichen. In analoger Weise sind die Cerci bei allen höheren Dytisciden zu Hilfsapparaten der Luftversorgung umgestaltet worden. Sie haben also, wenn sie den gleichgenannten Organen der Carabidenlarven homolog sind, einen Funktionswechsel durchgemacht.

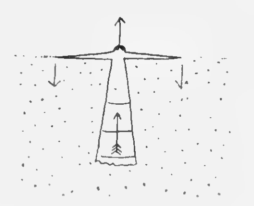


Fig. 52.
Leibesende einer am Wasserspiegel atmenden *Dytiscus*-Larve, zur Demonstration der Capillarkräfte. Erklärung siehe Text. Nach Brocher.

Bei einigen wenigen Formen ist die Umgestaltung noch einen Schritt weiter gegangen. Bei einigen Species von *Jlybius* und *Rhantus* und bei allen Arten der Gattung *Dytiscus* (s. Fig. 51f) sind die Cerci mit einem reichen, beiderseitigen Besatz von Schwimmhaaren versehen, während die ursprünglichen Tastborsten zurücktreten oder ganz fehlen. Es ist leicht einzusehen, daß die mit diesem Haarbesatz ausgerüsteten Larven sich stabiler an der Oberfläche fixieren können als jene Formen, denen diese Differenzierung der Cerci fehlt. Brocher (1910 S. 35 Anm.) macht aber mit Recht darauf aufmerksam, daß dem Haarkleid der Cerci noch eine andere Bedeutung zukommt. Die mit Schwimmhaaren ausgerüsteten Cerci unterstützen, wie bereits Swammerdam (Bibel der Natur S. 135) durch die Bezeichnung »Floßriemen« andeuten wollte, die Schwimmbewegungen der Larve und werden wahrscheinlich auch beim Steuern verwendet. Sicherlich treten diese Aufgaben aber hinter ihrer Bedeutung für den Lufterneuerungsprozeß zurück.

Somit ist die Funktion der Cerci der *Dytiscus*-Larve eine dreifache:

1) die Cerci dienen beim Aufsteigen an die Oberfläche als Tastwerkzeuge,
2) sie fixieren die Larve in der Atemstellung, sind also Equiliberorgane und
3) sie unterstützen die Fortbewegung im Wasser.

7. Bemerkungen zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Dytisciden- und Carabidenlarven.

Ein Vergleich des Abdomens der *Dytiscus*-Larve mit dem Hinterleib carabider Jugendformen gestaltet sich in mancher Hinsicht interessant und scheint mir geeignet, weiteres Material für die hier des öfteren vertretene These zu liefern, daß die Carabidenlarven in vieler Beziehung primitivere Verhältnisse aufweisen als ihre Verwandten unter den Wasserkäfern. Bei einer typischen Carabidenlarve sind 10 Abdominalsegmente ausgebildet, die wir morphologisch als den 2. bis 11. Hinterleibsring zu deuten haben.

Von diesen 10 Segmenten besitzen die 8 ersten untereinander nahezu den gleichen und, vom Fehlen der Extremitäten abgesehen, einen sehr ähnlichen Bau wie die Segmente des Thorax. Sie unterscheiden sich also von den Leibesringen der *Dytiscus*-Larve vornehmlich dadurch, daß die Körperdecke auch ventral durch Einlagerung von Chitinplatten verstärkt ist (s. Fig. 50). Zu den von Berlese als Acro-, Pro-, Meso- und Metasternit bezeichneten Verstärkungsstücken (s. Fig. 42 Ad 1° *a*, *p*, *m*, *mt* und Fig. 50 *st*) gesellen sich seitlich noch die Epimeren (Fig. 42 *em* und 50 *epm*) und Episternen (*ep* bzw. *eps*), die ebenfalls ihre Selbständigkeit bewahrt haben und nicht, wie bei *Dytiscus*, in die kräftig ausgebildeten Tergite mit eingeschmolzen sind. Das Abdomen der Carabidenlarven ist somit ventral viel kräftiger chitinisiert als der Hinterleib der Dytiscidenlarven. In der Erhaltung der pleuralen (Epimeren und Episternen) und der sternalen Skelettstücke spricht sich unbedingt ein primitiverer Charakter aus.

Die Stigmen sind an allen 8 Segmenten wohl ausgebildet und zwischen Tergit und Epimerit in der weich chitinisierten Körperhaut gelegen (Fig. 42 *st* und 50, 8. Stigma). Alle Atemöffnungen besitzen untereinander im wesentlichen gleichen Bau und gleiche Größe, nur das Paar des ersten Segments ist in seinen Dimensionen etwas bevorzugt. Jedes Stigma kommuniziert offen mit der Außenwelt. Das

achte Paar ist in keiner Weise vor den übrigen bevorzugt, so daß die physiologische Gleichwertigkeit aller mit Sicherheit angenommen werden darf.

Das 10. (9.) Körpersegment (s. Fig. 50) ist zwar kleiner als die vorhergehenden, aber im übrigen wohl ausgebildet. Gegen ein kräftiges Tergit sind die chitinösen Episternen (Fig. 50 *eps*) und zuweilen auch die Epimeren scharf abgesetzt. Ventral zeigen sich die sternalen Partien zu einem ungeteilten Schild *st* verschmolzen. Als dorsale Anhänge fungieren die beiden Corniculi oder Cerci, die in der Regel weder in sich gegliedert, noch gegen den Körper gelenkig abgesetzt sind. Sie tragen ebenso wie die Tergite, Pleurite und Sternite einen Besatz kräftiger Borsten. Ein Stigmenpaar fehlt dem 10. (9.) Segment.

Das 11. (10.) Segment ist in Gestalt einer Afterröhre ausgebildet, die terminal den Anus *A* trägt und als Ganzes bei der Fortbewegung des Tieres als Nachschieber tätig ist. Eine heller chitinisierte, seitliche Längsnaht erlaubt, das Tergit vom Sternit zu trennen. Weitere Suturen innerhalb der Afterröhre fehlen. Ein Stigmenpaar ist auch an diesem letzten Körpersegment nicht ausgebildet.

Beim Vergleich mit den Dytiscidenlarven ergibt sich somit der bedeutsame Unterschied, daß bei den Jugendformen der Laufkäfer 10, bei den Schwimmern nur 9 Hinterleibssegmente vorhanden sind und daß von diesen 9 das letzte bis auf die stark reduzierten sternalen Partien rudimentär ist, während es bei den Läufern eine normale Ausbildung besitzt. Es ergibt sich weiter der Unterschied, daß bei den Carabiden die Cerci dorsal, bei den Dytisciden dagegen ventral inserieren, daß sie nur bei den letzteren mit dem Körper in gelenkiger Verbindung stehen und ebenso wie das 8. (7.) und 9. (8.) Segment mit Schwimmhaaren ausgerüstet sind. Zu diesen Differenzen gesellt sich die abweichende Ausbildung der Stigmen. Diese sind zwar in beiden Familien in der gleichen Zahl vorhanden (8 Paare), besitzen aber bei den Carabiden an allen Segmenten gleichen Bau und gleiche Lagerung, während bei den Dytisciden das 8. Stigmenpaar vor den anderen eine Ausnahmestellung einnimmt. Bei den Larven der Schwimmkäfer sind die sieben ersten Paare nur unvollkommen ausgebildet, das letzte dagegen ist hochdifferenziert, sekundär stark umgestaltet und von der Mitte des Segments an das Hinterende gerückt und dadurch

gleichzeitig an das Leibesende, weil das 9. (8.) Segment den Abschluß des Körpers nach hinten zu bildet.

Es bedarf wohl keiner weiteren Begründung, daß auch hier wieder die Verhältnisse bei den Dytisciden gegenüber den Carabidenlarven den Stempel des Sekundären tragen. Sie sind ebenso sekundär wie die Lebensweise der Dytiscidenlarven und finden durch diese ihre ungezwungene Erklärung. Die baulichen Verhältnisse des Leibesendes bei der Dytiscuslarve stellen eine Anpassung an den Atmungsprozeß des Tieres dar. Die Carabidenlarven leben an der Luft, können also sämtliche Stigmen zur Regelung des Gasaustausches heranziehen. Die Dytiscidenlarven halten sich unter Wasser auf und müssen in Ermangelung von Kiemenapparaten ebenso wie weitaus die Mehrzahl der sekundär wasserlebenden Insekten ihren Sauerstoffbedarf dadurch decken, daß sie von Zeit zu Zeit an die Oberfläche steigen und ihre Atemöffnungen in direkten Connex mit der Atmosphäre bringen (s. Fig. 57a und c). Diese Aufgabe wird in den verschiedenen Familien verschieden gelöst und bei den Imagines in der Regel mit anderen Mitteln als bei der Larve. Es sei erinnert an das den ganzen Körper bekleidende Luftkleid der Wasserwanzen, an die Atemröhren am Thorax der Culicidenpuppen, an den unter Zuhilfenahme der Fühler sich vollziehenden Luftschöpfprozeß der Hydrophilidenimagines und an die Luftkammer, welche die Dytiscidenimagines unter den Elytren tragen. Diese Käfer steigen mit der Leibesspitze voran zum Atmen auf, bringen die Luft der Atemkammer mit der Atmosphäre in Kommunikation und nehmen die so erneuerte Reserveluft nach und nach durch die unter den Elytren in der Rückendecke gelegenen 8 offenen Stigmenpaare in den Körper auf (gegen Wesenberg-Lund 1912).

Ihre Larven bringen ebenfalls die Leibesspitze zur Erneuerung der Atemluft in Berührung mit der über dem Wasserspiegel stehenden Luftschicht, besitzen aber keine Mittel, wie ihre Imagines die Atemluft zu den Stigmen hinzuleiten, und sind gezwungen, diese selbst in direkte Berührung mit der Atmosphäre zu bringen (s. Fig. 57a und c). Sie beschränken sich indessen darauf, diesen Connex beim letzten Stigmenpaare des Hinterleibs herzustellen und versorgen von diesem aus den ganzen Körper, so daß die übrigen Stigmen für die Inspiration bedeutungslos werden und dementsprechend der Rückbildung verfallen. Das 8. Stigmenpaar wird dagegen entsprechend ausgestaltet und in Bau und Lagerung seiner Aufgabe angepaßt. Es wandert an den Hinterrand seines Segments, während gleichzeitig die beiden hinter ihm gelegenen Leibesringe soweit rückgebildet werden, daß sie bei der an der Ober-

fläche hängenden Larve die Kommunikation des Stigmenlumens mit der Atmosphäre nicht mehr stören. Die Corniculi werden, wenn sie nicht rückgebildet werden, zu Stützapparaten ausgestaltet, welche die sichere Einstellung der atmenden Larve an der Oberfläche gewährleisten (s. Brocher 1910). Ähnliche Verhältnisse treffen wir außer bei den Dytisciden meines Wissens unter den Käfern nur noch bei den Hydrophilidenlarven an. Es liegt auf der Hand, daß es sich hier nicht um Homologie — sondern um Analogieerscheinungen handeln kann.

Durch Erwerbung eines lateralen Schwimmhaarbesatzes sind die Cerci ebenso wie das 8. (7.) und 9. (8.) Hinterleibsegment außerdem in den Dienst der Schwimmbewegung getreten. Eine von Wesenberg-Lund (1912) zusammengestellte Reihe zeigt, wie sich der Schwimmapparat des Hinterleibs bei den Dytiscidenlarven langsam von den primitiven Ruderbeinen (*Agabus*, *Jlybius*) mehr und mehr kompliziert, bis er bei den schwebenden Formen (*Dytiscus*) schließlich seine höchste Ausbildung erreicht. Es darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, daß die Schwimmhaare der Dytiscidenlarven von dem Borstenbesatz der letzten Leibessegmente der Carabidenlarven (s. Fig. 50) abzuleiten sind.

Zusammenfassend stellen wir also fest, daß der Bau des Hinterleibes der Dytiscidenlarven, besonders in seinen hinteren Partien, ebenso wie die anatomischen Verhältnisse am Kopf, Thorax und seinen Anhängen in mannigfacher Beziehung abgeleitetere Züge aufweist als die betreffenden Körperabschnitte der Laufkäferlarven, daß die Dytiscidenlarven somit phylogenetisch jüngere Formen sind als die Carabidenlarven und daß ihre Eigentümlichkeiten als Anpassungen an den Übergang vom Land- zum Wasserleben aufzufassen sind.

II. Die junge Larve (das 1. und 2. larvale Stadium).

Die Behandlung der erwachsenen Larve wurde bei der Darstellung hier vorweggenommen, weil eine ganze Reihe morphologischer Einzelheiten und in erster Linie gerade systematisch wichtige Charaktere sich erst auf dem 3. und letzten Stadium ausdifferenzieren.

Im ganzen betrachtet sind, abgesehen von den recht beträchtlichen Größenunterschieden, die jüngeren Larven den erwachsenen indessen ziemlich ähnlich (vgl. Fig. 57 a, b, c). Die Abweichungen liegen in wenig in die Augen fallenden, zumeist negativen Eigenschaften, die den Beobachtern bisher größtenteils entgangen sind.

α. Allgemeines.

Allgemein läßt sich sagen, daß die Länge der Mundwerkzeuge und Beine im Verhältnis zur Körperlänge mit wachsendem Alter der Larven abnimmt, daß der Hals bei den jungen Larven stärker eingeschnürt erscheint, und daß bei ihnen die Kopfseiten nach hinten zu stärker konvergieren, die Hinterhauptsecken also weniger vortreten. Die Verhältnisse sind in den Figuren 53a—c und 57a—c im Bilde veranschaulicht und lauten in Zahlen wiedergegeben:

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Größte Kopf-: Halsbreite	3 : 1,4 = 2,14 : 1[1]	4,8 :2,4 = 2 : 1	7 : 3,8 = 1,84 : 1
Kopflänge: Fühlerlänge: 1. Maxille: 2. Maxille	3,4 : 3,25 : 3,2 : 1 = 1 : 0,96 : 0,94 : 0,29	5,1 : 4,1 : 4,35 : 1,4 = 1 : 0,8 : 0,85 : 0,27	7,2 : 5,5 : 5,5 : 1,9 = 1 : 0,76 : 0,76 : 0,26
Gesamtlänge: Hinterbeinlänge	22 : 8,9 = 1 : 0,4	33 : 12,2 = 1 : 0,37	55 : 16,4 = 1 : 0,3

Die Gesamtlänge schwankt am Ende des ersten Stadiums von 20 bis 22, am Ende des 2. Stadiums von 32,5 bis 36, am Ende des 3. Stadiums von 47 bis 60 mm. Die entsprechenden Larvenhäute messen 22 bis 26, 37 bis 41 und 55 bis 65 mm, was mit der mit der Häutung verbundenen Streckung der Gelenkhäute zu erklären ist. Die Längen der lebenden Larven stehen wie die ihrer 3 Häute im Verhältnis 2 : 3 : 5, die Größenzunahme ist somit nach der 2. Häutung weit bedeutender als nach der ersten. Die seitlichen Querfurchen des Prothorax sind auf dem 2. Stadium kräftiger ausgeprägt als auf dem dritten, noch besser jedoch auf dem ersten, so daß bei ganz jungen Larven der erste Brustabschnitt in der Mitte deutlich eingeschnürt erscheint. Das Acrosternit des Prothorax ist auf dem 1. Stadium gar nicht, auf dem zweiten nur schwach abgegrenzt.

Im einzelnen ist über die beiden Jugendstadien folgendes zu sagen.

---

[1] Die Zahlen vor den Gleichheitszeichen nennen die absoluten Längen in Millimetern.

β. 1. Stadium.

Habitus und Haltung der lebenden Larve veranschaulicht Fig. 57a. Das Tier wurde in Atemstellung photographiert und nach der Photographie gezeichnet.

Die Junglarve ist besonders charakterisiert durch den Besitz von Eizähnen. Diese stehen auf der Praefrons, ihrem hinteren Rande genähert (s. Fig. 53a, *Eiz*), so daß sie den Raum zwischen den Augen in drei annähernd gleiche Teile zerlegen. Anatomisch handelt es sich um zwei kleine, dunkelgetönte und stark chitinisierte Dornen, die sich auf breiter Basis über einem von der Umgebung etwas abgesetzten ovalen Feld erheben und mit ihrer scharfen Spitze nach vorn und etwas nach außen gerichtet sind. Am Grunde steht außen vorn von jedem Dorn ein Sinnesorgan, das Nagels »Gruben ohne Kegel« zuzurechnen sein dürfte.

Eizähne sind aus verschiedenen Arthropodenfamilien bekannt geworden, meines Wissens jedoch nicht aus den Reihen der Coleopteren[1]. Ich glaubte, die beschriebenen Gebilde trotzdem so bezeichnen zu müssen, weil ihr Bau und ihre Stellung sie zum Sprengen der Eihülle vorzüglich geeignet erscheinen lassen. Daß sie im Leben der ausgeschlüpften Larve eine Rolle spielen könnten, wird durch ihre Beschränkung auf das 1. Stadium höchst unwahrscheinlich. Auf keinen Fall hat man es hier natürlich mit Stirnaugen zu tun, denen sie durch Farbe und Stellung bei oberflächlicher Betrachtung ähneln. Tatsächlich wurden sie von Erichson (1832 S. 14) zeitweilig so gedeutet. Meine Vermutung, daß die Eizähne bei den Käfern bisher nur übersehen und keineswegs etwa auf *Dytiscus marginalis* L. beschränkt sind, sah ich an den anderen Arten der Gattung und auch an *Acilius sulcatus* bestätigt. Bei letzterem treten sie aus dem Borstenkleid des Kopfes indessen nur wenig hervor. —

Den Fühlern sowie den Maxillar- und Labialtastern fehlen auf dem ersten Stadium die sekundären Grundglieder (s. Fig. 16c und 53a).

Die Cerci (Fig. 56a) sind nur einzeilig, und zwar auf der Außenseite, mit Schwimmhaaren besetzt. Auf der Innenseite finden sich nur 2 Haare in der Nähe der Spitze. Dazu gesellt sich dorsal ein langes, nach hinten gerichtetes Haar, ein weiteres in der Mitte, dem Außenrand genähert und ein letztes in der Nähe des Grundes, nach innen und schwach nach hinten gerichtet.

---

[1] Inzwischen hat auch Wesenberg-Lund (1912) die Eizähne der *Dytiscus*-Larve beobachtet.

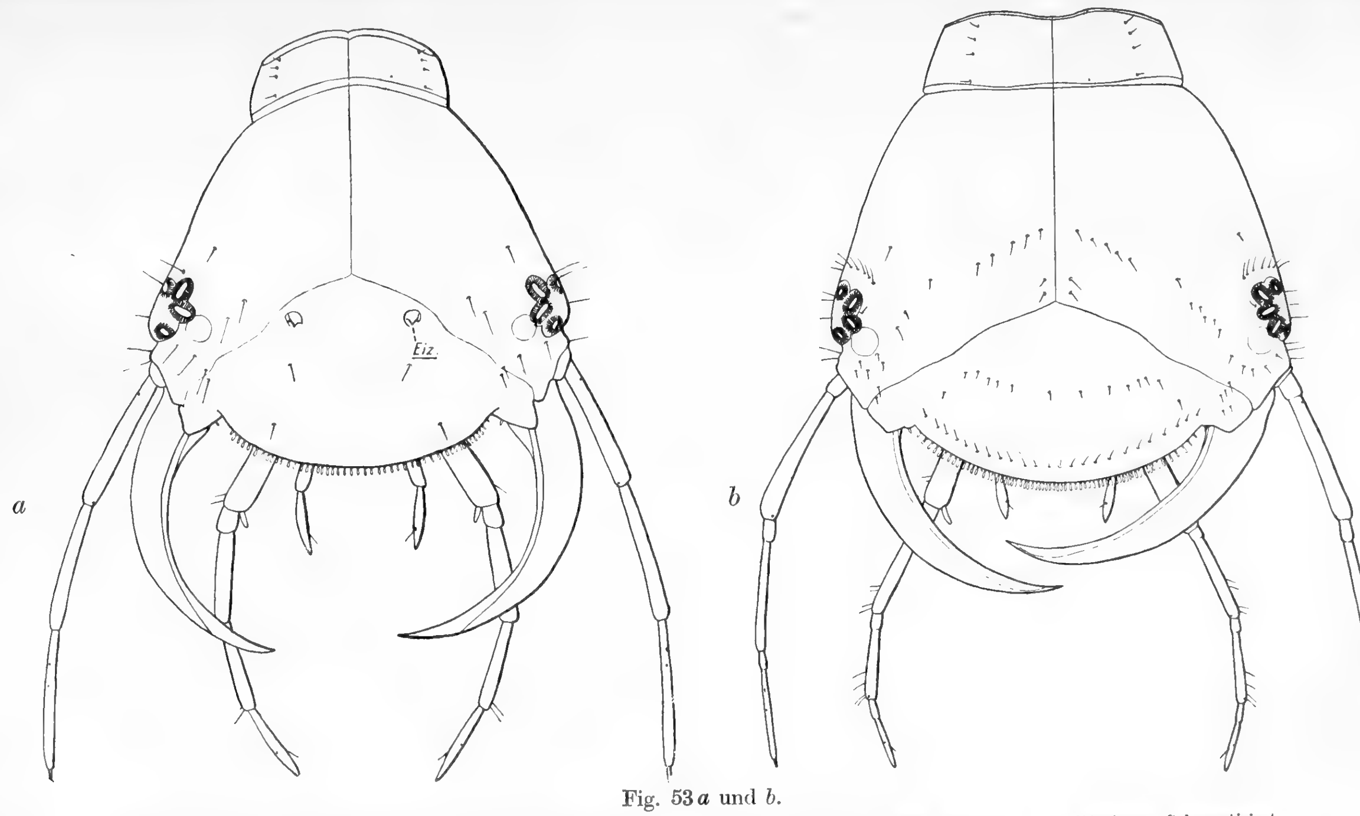


Fig. 53 *a* und *b*.

Kopfformen von zwei Larvenstadien von *Dytiscus marginalis* L. a) erstes Stadium; b) zweites Stadium. *Eiz*, Eizähne. Schematisiert.

Am Abdomen ist der seitliche Schwimmhaarsaum auf das 9. (8.) Segment beschränkt (vgl. Fig. 57 a).

Gegenüber den bisher genannten Charakteren treten alle weiteren, durch die sich das erste Larvenstadium vor den folgenden auszeichnet, sehr zurück.

Morphologisch am interessantesten ist die Ausbildung der **Stigmen.**

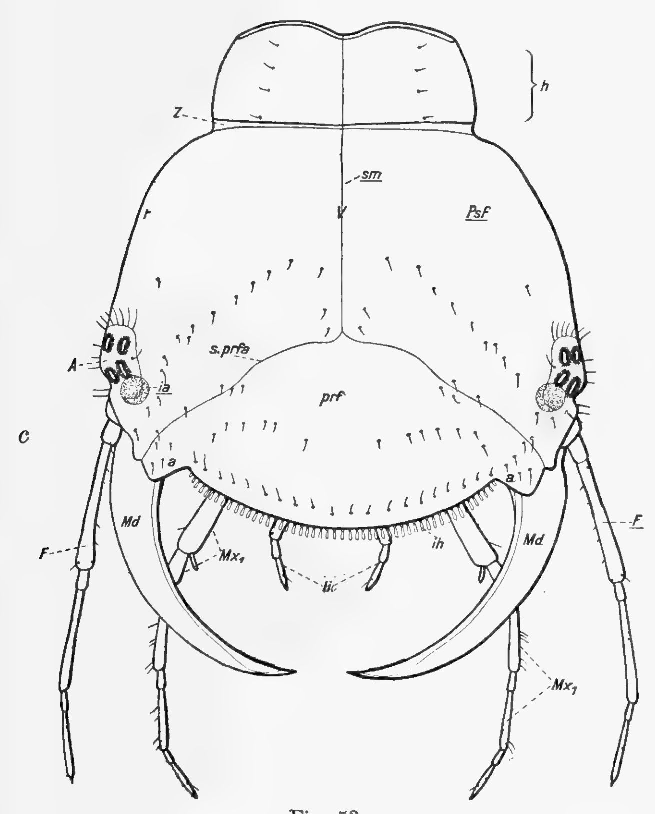


Fig. 53 *c*.

Kopfform des Larvenstadiums von *Dytiscus marginalis* L. c) drittes Stadium. Die Bezeichnungen wie bei Fig. 10, S. 21. Schematisiert.

Am Leibesende liegen über der Einlenkungsstelle der Cerci 2 große, verschließbare Atemlöcher, die nach dem gleichen Plan gebaut sind wie bei den älteren Larven und hier wie dort die beiden kräftigen Seitenhauptstämme der Tracheen, die bis in den Kopf hinein zu verfolgen sind, mit Luft versorgen. Weitere Stigmen scheinen diesem Stadium ganz zu fehlen. Man findet zwar bei der anatomischen Untersuchung, und noch besser bei der Präparation abgestreifter Häute, die der Lage

nach den Stigmen der erwachsenen Larve entsprechenden Stellen der Cuticula durch einen dünnen Strang mit dem Tracheensystem verbunden, die Körperwand zeigt indessen keinerlei Differenzierungen, die auf den Atemapparat hindeuten, vor allem keine Perforation (vgl. Fig. 55). Ein eigentliches Stigma ist also außer den beiden Atemöffnungen des 9. (8.) Segments nicht vorhanden. Die jungen *Dytiscus*-Larven zeigen die gleichen Verhältnisse wie *Donacia* und *Hydrophilus*: sie sind wie diese im Gegensatz zu den Erwachsenen wahrhaft metapneustisch.

Die erwähnten Aufhängestränge, welche Körperwand und Tracheen verbinden, werde ich im folgenden als Stigmenhals (Fig. 55 *St-H*) bezeichnen. Sie sind in allen Teilen gleich stark, unpigmentiert, solid und von unregelmäßig längsfaseriger Struktur. Auf der einen Seite sind sie mit der Cuticula sehr fest verlötet, auf der anderen, etwa 0,5 mm vom Anfangspunkt entfernt, gehen sie allmählich in eine kurze Trachee über, die in die seitlichen Hauptstämme *H.Tr.* mündet. Der Beginn der echten Trachee ist durch das Auftreten des schwarzen Spiralfadens und ein deutliches Lumen bezeichnet. Der an der Grenze von Stigmenhals und Trachee aus vergleichend anatomischen Gründen zu erwartende Verschlußapparat fehlt. Er dürfte als überflüssig fortgefallen sein, also aus denselben Gründen, die nach Sörensen zu seiner Reduktion bei den Scarabaeidenlarven geführt haben.

Die gegebene Beschreibung gilt für die beiden thoracalen wie die 7 ersten abdominalen Stigmenanlagen in gleicher Weise. Es ist selbstverständlich, daß diese Apparate nicht der Respiration dienen können. Ich möchte ihre Bedeutung vielmehr mit Bade (1902 S. 5) darin sehen, daß sie bei der Häutung den neugebildeten Tracheen das Abstreifen der alten Intima erleichtern. Tatsächlich zerfallen beim Häutungsprozeß die abzustoßenden Spiralfäden in ebenso viel Stücke, wie Körpersegmente vorhanden sind, und jedes Teilstück bleibt durch den beschriebenen Stigmenhals der Körperwand angeheftet. Während die Larve aus der alten Haut herausgleitet, entweichen gleichzeitig die mit ihr fest verbundenen Tracheenreste aus den dann noch offenen Stigmen des nächsten Stadiums.

Alle weiteren Eigentümlichkeiten des ersten Stadiums beziehen sich auf die Ausbildung der Körperhaut und des Haarkleides.

Die Cuticula gewinnt von der Geburt bis zur 1. Häutung nur eine sehr geringe Dicke und Festigkeit. Das Tier bleibt während dieser ganzen Lebensperiode fast weichhäutig, so daß die abgestreifte Haut ganz zusammenfällt und nur im Kopf mit seinen Anhangsorganen

und den ebenfalls etwas kräftiger chitinisierten Beinen ihre Form bewahrt. Alle Skulpturen sind dementsprechend unscharf.

Die Zeichnung ist stark vereinfacht (vgl. Fig. 57a). Die Tropfmakeln auf dem Kopf und die entsprechenden Flecke auf den Tergiten fehlen ganz. Kopf und Rücken sind einheitlich hellbraun und durchscheinend, so daß die innere Organisation des Tieres sich auch bei mehrtägigen Individuen am lebenden Objekt studieren läßt. In den letzten Tagen vor der Häutung färben sich die Acro- sowie die Metatergite auf der Höhe des Rückens etwas dunkler grau, lassen aber in der Mitte eine blasse Partie frei, die erste Andeutung des hellen Rückenstreifs.

An Hautsinnesorganen ist das erste Stadium qualitativ und quantitativ ärmer als die folgenden.

Am Kopfe sind die langen, kräftigen Tasthaare weniger zahlreich, die winzigen, zerstreuten Borsten scheinen ganz zu fehlen. Außer der »Grube ohne Kegel« am Fuße der Eizähne steht auf dem Schädeldach in der Regel noch je ein gleiches Gebilde rechts und links auf dem Halse und ersetzt dann das vorderste der 4 in Fig. 53a gezeichneten Tasthaare. Auch an den Mundwerkzeugen ist eine Reduktion in der Zahl der Tasthaare bemerkbar.

Eigentümlich für dieses Stadium sind sehr zahlreiche Cuticulagebilde, die dichtgedrängt die ganze Schädelkapsel wie ein Schuppenkleid bedecken und die Form breiter, flacher, nach vorn gerichteter Plättchen mit gerundetem Vorderrand besitzen. Sie sind bedeutend kleiner als die echten Haarbildungen des Kopfes und sitzen im Gegensatz zu diesen nicht in Gelenkgruben, sondern starr auf der Unterlage. Ähnliche, aber in eine scharfe Spitze ausgezogene Schuppen oder Dornen finden sich auf der Oberseite des Mentum, auf der Außenseite und an der Spitze der beiden Labialtaster, sowie an der Innenseite des Stipes, dagegen nicht an den Fühlern. Die physiologische Natur dieser Gebilde blieb mir zweifelhaft.

Alle Tergite, sowie die seitlichen Partien der Abdominalsternite sind weitläufig mit den normalen großen Tasthaaren besetzt, die sich aber durch auffallende Länge auszeichnen und nur wenig hinter den eigentlichen Schwimmhaaren zurückbleiben (vgl. Fig. 57a). Sie verleihen den jungen Larven ein fast struppiges Aussehen, und lassen sie viel stärker behaart erscheinen als die alten. Wahrscheinlich spielt dieser Haarbesatz beim Schwimmen eine Rolle.

»Gruben ohne Kegel« finden sich in den Randpartien der Mittel-

felder aller Tergite. Die Randfelder tragen im Abdomen ein paar kurze Tastborsten.

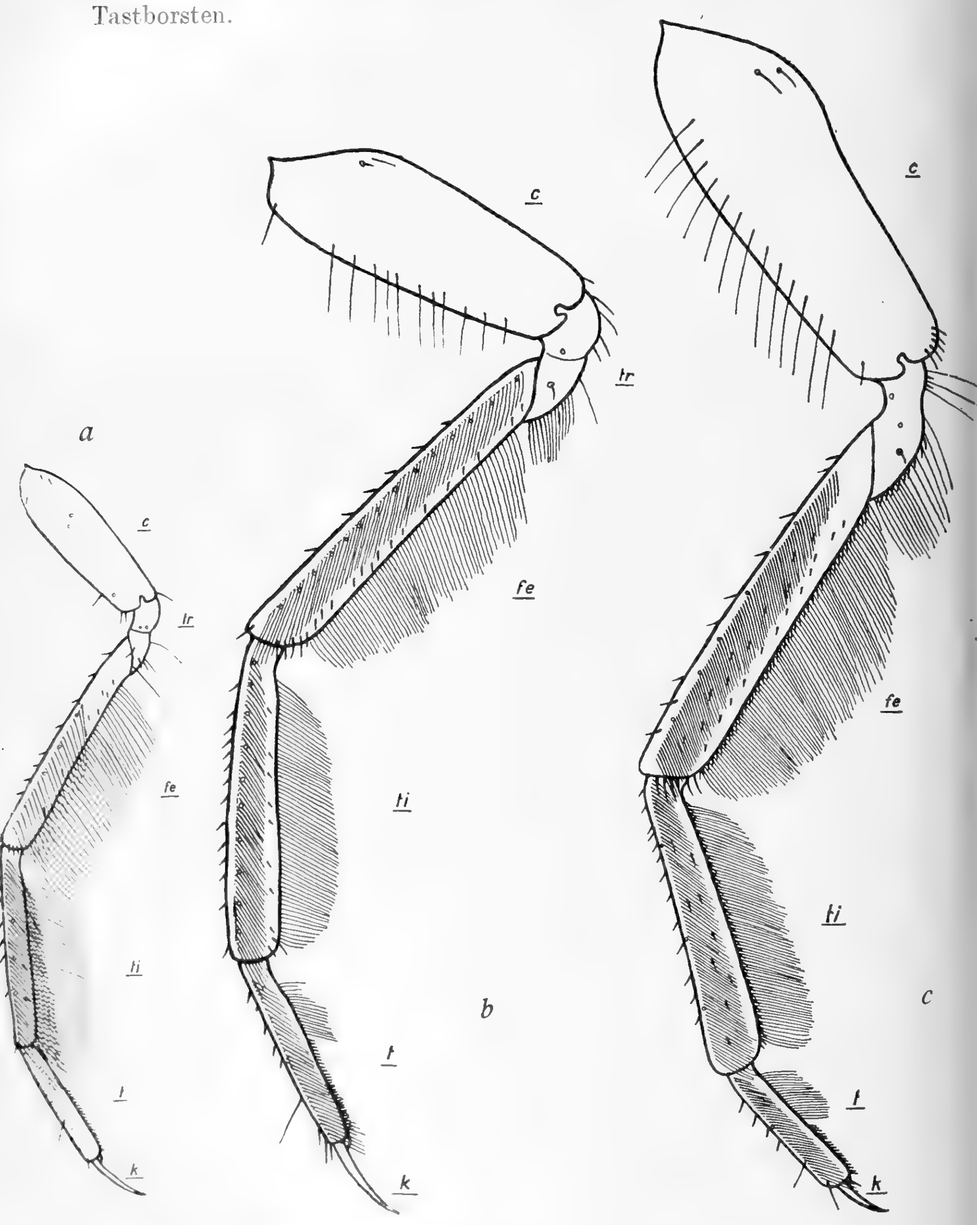


Fig. 54 *a—c*.
Linke Mittelbeine der Larve von *Dytiscus marginalis* L., von hinten gesehen. a) erstes Stadium, b) zweites Stadium, c) drittes Stadium. *c*, Coca; *tr*, Trochanter; *fe*, Femur; *ti*, Tibia; *t*, Tarsus; *k*, Krallen.

In den seitlichen Partien aller Rückenschilde, mit Ausnahme des Prothorax, trifft man die am Kopf als Schuppen und Dornen bezeichneten Gebilde wieder, die hier jedoch alle nach hinten gerichtet sind und durchweg in eine Spitze auslaufen. Am Mesothorax sind sie sehr schwach ausgebildet, werden aber nach hinten zu zahlreicher auch größer, und bedecken schließlich das ganze 9. (8.) Segment sowie die Cerci. Die Verteilung der Schwimmhaare auf diesen Organen wurde bereits oben erwähnt. Weitere Hautsinnesorgane scheinen dem Rumpf auf diesem Stadium zu fehlen.

Auch an den Beinen fällt die quantitative Reduktion der Haargebilde gegenüber den älteren Larvenstadien auf. Dagegen kommen die bereits an Kopf und Rumpf erwähnten kleinen starren Borsten als neu hinzu. Sie bedecken die Vorderseite aller Beinglieder in den dorsalen Partien und greifen beim Tarsus auch auf die Rückseite über (s. Fig. 54a, *t*). (Die Borsten sind punktiert angegeben.) Distal stehen sie dichter als proximal.

Die Coxa (*c*) ist fast kahl. Die Schwimmhaare fallen ganz fort. An der Basis und am Spitzenrand stehen ein paar starke Borsten, zwei ziemlich lange auf der Rückenfläche. Dazu kommen einige »Gruben ohne Kegel«, 2—3 mitten auf den Seitenflächen und eine in der Nähe der Spitze auf der Vorderseite.

Der Trochanter (*tr*) ist im proximalen Teil ganz kahl. Der distale Abschnitt trägt in der unteren Kiellinie zwei weit auseinander stehende Schwimmhaare und außer der sehr kräftigen Borste auf den Seitenflächen nur eine, die Grenzlinie gegen den Femur halbierende und 1 bis 2 weitere kleine Borsten. Mehrere »Gruben ohne Kegel« stehen in der die beiden Trochanterhälften trennenden Leiste oder in ihrer unmittelbaren Nähe.

Dem Femur (*fe*) fehlt die die untere Schwimmhaarreihe auf der Vorderseite begleitende Borstenlinie. Alle Schwimmhaare und Borsten sind viel weitläufiger gestellt als bei der erwachsenen Larve. Zu den Schwimmhaaren des Rückens gesellen sich nur etwa 3 »Gruben ohne Kegel«.

Die Tibia (*ti*) verhält sich in allen Punkten wie der Femur.

Der Tarsus (*t*) ist besonders charakterisiert durch das gänzliche Fehlen der Schwimmhaare. Die untere Kiellinie ist proximal kahl, distal mit zahlreichen kurzen und kräftigen, vielleicht starren Borsten besetzt. Die großen Borsten der Seitenflächen und des Rückens fehlen bis auf 4 am Spitzenrand, 2 davon seitlich und 2 dorsal etwas weiter zurückliegend und auf die Krallen zu gerichtet. Zwischen diesen und der mit einer »Grube ohne Kegel« besetzten Tarsusmitte

ist die unpaare, schlanke und sehr lange Borste schon ausgebildet, die sich auf allen 3 Stadien findet.

Die Krallen (*k*) sind relativ groß.

γ. 2. Stadium.

Das zweite larvale Stadium weist im Gegensatz zu dem ersten keine absolute morphologische Eigentümlichkeiten vor dem dritten auf. Die Larve ist in diesem Alter der erwachsenen bereits sehr ähnlich geworden, und alle Charaktere, die sie von dieser unterscheiden, sind nur gradueller Natur.

Außer der geringeren Größe und den bereits erwähnten Besonderheiten in der Kopfform (s. Fig. 53b), der Länge der Extremitäten (s. Fig. 57 b, die eine frisch gehäutete, nach einer Photographie gezeichnete Larve zur Darstellung bringt), der relativ deutlichen Einschnürung des Prothorax und der wenig scharfen Abgrenzung des Acrosternits im Prothorax fielen mir die folgenden Abweichungen vom 3. Stadium auf.

Die accessorischen Basalglieder sind an den Fühlern (Fig. 16b), am Maxillarpalpus (Fig. 53b) und am letzten Glied des Labialtasters weniger deutlich abgesetzt, am Grundglied des letzteren kaum angedeutet.

Der Bau der **Stigmen** nimmt eine Mittelstellung zwischen dem ersten und dritten Stadium ein. Nur das 8. Stigmenpaar des Hinterleibes bleibt dauernd geöffnet wie bei den jüngsten Larven. Hier wie dort verbindet bei den übrigen 9 Paaren ein solider Stigmenhals von längsfaseriger Struktur das Tracheensystem mit der Körperwand, auch hier sind die Stigmen physiologisch geschlossen und ein Verschlußapparat fehlt. Eine Annäherung an die Verhältnisse bei den erwachsenen Larven liegt darin, daß die Stigmen äußerlich abgegrenzt sind als kleine, dunkelgerandete Kreise, die aber hier nicht in den Bereich des festen Rückenpanzers fallen, sondern getrennt von diesem in der weichen Pleuralhaut liegen. Nur im 7. Segment übergreifen die Ränder des tief an den Seiten herabziehenden Chitinschildes das Stigma. Dieses letzte der lateralen Atemlöcher ist weithin durch seine Größe und dadurch vor allen übrigen ausgezeichnet, daß es sich verhältnismäßig deutlich als ein helles, dunkelgerandetes und zum Segment quergestelltes Oval von dem hellbraunen Grunde abhebt. Das Stigma ist zur Körperoberfläche schräg gestellt und weist nach hinten, hat also die für das 3. Stadium gültige Form und Lagerung schon fast erreicht. Alle übrigen Stigmen sind undeutlicher abgegrenzt, die ersten abdominalen am leben-

den Objekt kaum als blasse Kreise, das 2. thoracale überhaupt nicht erkennbar.

Untersucht man den Respirationsapparat an abgestreiften 2. Larvenhäuten, so wird man nie eine Kommunikation des Tracheenlumens mit der Außenwelt durch die seitlichen Stigmen feststellen können. Theoretische Erwägungen zwingen indessen zu der Annahme, daß diese Verbindung zu Beginn der 2. Periode des Larvenlebens existiert hat. Ich wies bereits weiter oben darauf hin, daß an der abgeworfenen ersten Larvenhaut die beiden Tracheenhauptstämme oder richtiger gesagt, ihre Intima in der Anzahl der Stigmen entsprechende Abschnitte zerfallen ist, und daß jedes Stück mit seinem Stigma, und dadurch auch mit der Körperwand, durch einen soliden Chitinstrang, den Stigmenhals, fest verbunden ist. Die abgestoßene Tracheenmasse muß durch eine Öffnung in der Cuticula des neuen Kleides den Körper der Larve verlassen haben. Die natürlichen Öffnungen sind bei allen Insekten die Stigmen. Es wäre von vornherein sehr unwahrscheinlich, daß sich der Austritt bei *Dytiscus* auf einem anderen Wege vollziehen sollte. Tatsächlich konnte ich nun beobachten, wie bei der Häutung die zurückgleitende alte Haut aus jedem der 20 Stigmen des weichen Larvenleibes einen Tracheenpfropf herauszog. Unmittelbar nach der Häutung sind demnach alle 10 Stigmenpaare auf dem 2. Stadium offen und erlauben der Atmosphäre eine direkte Kommunikation mit der Tracheenluft. Nur einmal ist es mir gelungen, unmittelbar nach der Häutung unter der Doppellupe die Öffnung des 7. abdominalen Stigmas sowie die Wandung des Stigmenhalses und sein weites Lumen zu sehen. Wenige Minuten später war das Stigma schon geschlossen. Ob dieser Verschluß durch Verkittung mit frisch abgeschiedenem Chitin ein absoluter wird, oder ob ein schmaler Spalt zurückbleibt, konnte ich nicht feststellen. Es schien mir, als ob ein bei der Häutung nach außen vortretender Deckel nach dieser wieder auf das Stigma zurückfiel und es verschloß. In diesem Falle lägen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Melolontha*, wo nach Boas (1893 S. 389—391) das eigentliche Stigma durch eine vom Stigmenrand in den Eingang vorspringende Hautfalte verschlossen ist. Der gebliebene Spalt öffnet sich hier nur bei der Häutung, um die abgestoßenen Tracheen zu entlassen. Der Gasaustausch erfolgt durch eine Siebplatte in dem das Stigma begrenzenden Chitinring. Das Lumen des Luftzuleitungsapparates bleibt hier dauernd erhalten (s. auch Meinert 1895). Bei *Dytiscus* wird der Schwund des Lumens im Stigmenhals durch Zusammenfallen seiner Wände und nachträgliche Chitinabscheidung nach innen zu erreicht. An den abge-

streiften Häuten glaubt man zuweilen noch Reste eines Hohlraums zu erkennen.

Die durchaus schematisch gehaltene Figur 55 soll die etwas verwickelten Verhältnisse der Tracheenhäutung vom 1. zum 2. Stadium dem Verständnis näher bringen. Hypodermis (*H*) und Tracheenmatrix (*M*) haben sich bereits von den abzustoßenden Chitinteilen abgehoben. Bei der nun folgenden Häutung würden Stigmenhals (*St.H*) und Trachee (*H.Tr*), der zurückweichenden Cuticula (*C*) folgend, bei *S*, dem jetzt noch offenen Stigma des 2. Stadiums, aus dem Körper heraustreten.

Unsere Ergebnisse über den Bau der Larvenstigmen sind in der umstehenden Tabelle noch einmal zusammengestellt, um die 3 Ent-

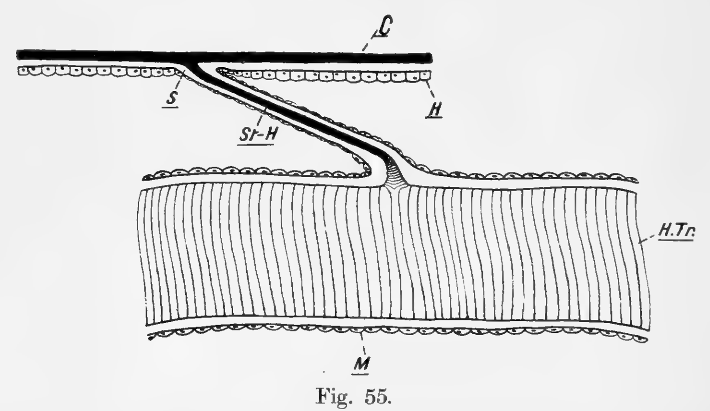


Fig. 55.

Abdominales Seitenstigma und seine Verbindung mit dem Tracheensystem bei einer kurz vor der ersten Häutung stehenden *Dytiscus*-Larve. *C*, Cuticula; *H*, Hypodermis; *St-H*, Stigmenhals; *H.Tr*, Hauptstamm der Trachee; *M*, Matrix; *S*, Stigma.

wicklungsstadien der Abschnitte des Atemapparates untereinander und auf ihren morphologischen Wert hin vergleichen zu können.

Allgemein wird der vor dem Verschlußapparat und dem Beginn des Spiralfadens gelegene Abschnitt der Luftbahnen bei den Coleopteren mit zum Stigma gerechnet und nach dem Vorgange Verhoeffs (1895 S. 11) als »Stigmengrube« bezeichnet. Diese Grube ist bei den meisten Coleopteren wie auch bei der Imago des *Dytiscus* weitbauchig und flach, bei der Larve jedoch mit Ausnahme des normalen 8. abdominalen Stigmas außerordentlich vertieft und bei den ersten Stadien wie auch bei dem Metathoraxstigma der erwachsenen Larve außerdem sekundär ohne Lumen. Ich habe weiter oben die Bezeichnung »Stigmenhals« gebraucht. Es ist nach dem Gesagten der »Stigmenhals« des 1. und 2. Stadiums selbstverständlich der »Stigmengrube« des 3. und all-

Luftzuführender Apparat des

	mesothoracalen und des 1. bis 7 abdominalen Stigma			metathoracalen Stigma			8. abdominalen Stigma
	Stigma	Stigmengrube (Stigmenhals)	Verschluss-apparat	Stigma	Stigmengrube (Stigmenhals)	Verschluss-apparat	
1. Stadium	fehlt	ohne Lumen	fehlt	fehlt	solid	fehlt	Offen, mit Verschlußapparat und normaler Stigmengrube
2. Stadium	in der Pleurenhaut. Dauernd schwach sichtbar. Anfangs offen, später geschlossen	anfangs hohl, später solid	fehlt	fehlt	solid	fehlt	
3. Stadium	im Seitenfeld der Tergite. Deutlich sichtbar, dauernd offen	dauernd hohl	vorhanden	schwer sichtbar	solid	fehlt	

gemein der »Stigmengrube« VERHOEFFS morphologisch gleichwertig. KRANCHER irrt (1881 S. 557), wenn er diesen Abschnitt mit zur Trachee rechnet.

Das Resultat meiner Untersuchung über den Respirationsapparat läßt sich in dem Satze festhalten:

Die *Dytiscus*-Larven sind auf dem 1. und 2. Stadium metapneustisch und werden auf dem 3. Stadium peripneustisch, erreichen also erst dann den Zustand, den die weitaus meisten übrigen Käferlarven während der ganzen larvalen Entwicklung einnehmen.

Ein ganz ähnlicher Übergang vom geschlossenen zum teilweise offenen Tracheensystem während des Larvenstadiums findet sich nach DEWITZ auch bei Odonaten und Ephemeriden (1890 S. 530—531).

Zur äußeren Morphologie der Larve des 2. Stadiums zurückkehrend, fahre ich mit der Beschreibung der Körperdecke fort. Die Cuticula erreicht bereits einen ziemlich hohen Grad von Festigkeit. Kopf und Thorax sowie die letzten Abdominalsegmente und alle Extremitäten bewahren auch an der abgestreiften Haut ihre Form. Nur in den mittleren Partien des Körpers fällt die Haut noch ganz in sich zusammen. Die Zeichnung wird bei einigen Exemplaren der des 3. Stadiums

bereits sehr ähnlich, tritt aber aus der blassen Grundfärbung nur undeutlich hervor, am wenigsten gut der helle Rückenstreif, dem seine dunkle Einfassung noch fehlt.

Sehr deutlich kommt die Mittelstellung des zweiten zwischen dem

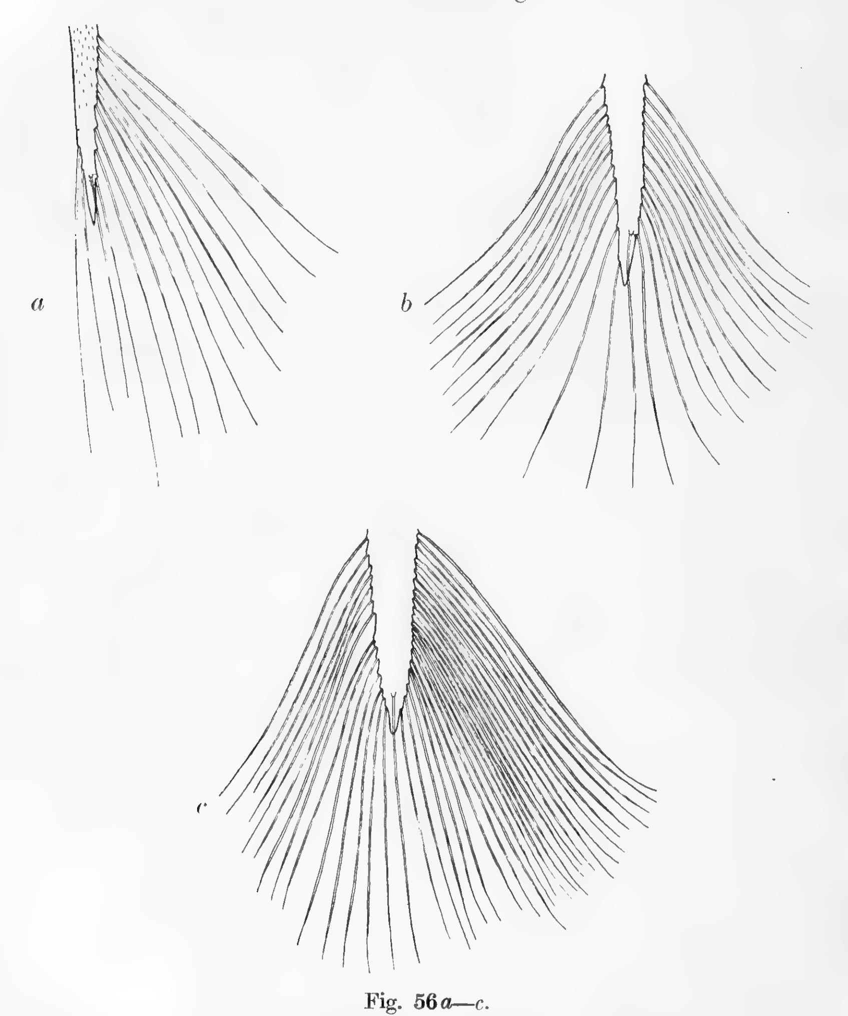


Fig. 56 *a—c*.
Spitze des rechten Cercus der Larve von *Dytiscus marginalis* L., von oben gesehen. a) erstes Stadium, b) zweites Stadium, c) drittes Stadium.

ersten und dritten Stadium bei der Ausbildung und Verteilung der Haargebilde zum Ausdruck. Die für die jüngsten Larven charakteristischen Cuticularschuppen sind noch vorhanden, aber an Zahl reduziert, die eigentümlichen »Keulenhaare« und stumpfspitzigen Kegel oder

Zapfen der erwachsenen Larven sind bereits angelegt. Schwimmhaare, lange Tasthaare, kurze Tastborsten, Grubenkegel und »Gruben ohne Kegel« zeigen dieselbe Ausbildung und Verteilung wie auf dem dritten Stadium, sind jedoch weniger dicht gestellt. Einige Abweichungen finden sich an den Beinen (s. Fig. 54b). An Trochanter (*tr*), Femur (*fe*) und Tibia (*ti*) fehlt noch die Reihe kräftiger Borsten, welche die Schwimmhaarreihe in der Kiellinie begleitet. Die Zahl der »Gruben ohne Kegel« unterhalb der oberen Schwimmhaarreihe ist ziemlich hoch und beläuft

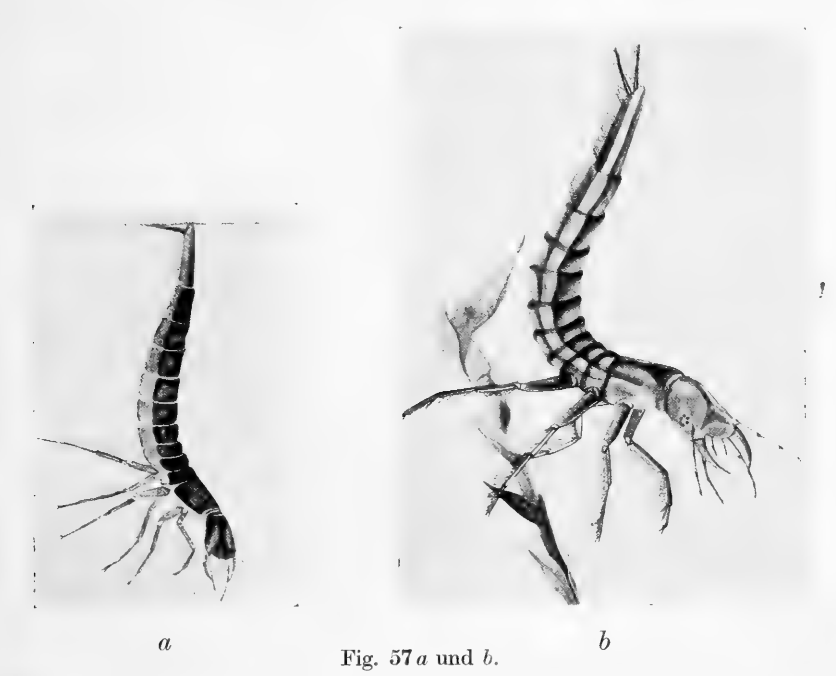


Fig. 57 *a* und *b*.

Larven von *Dytiscus marginalis* L., nach dem Leben. a) 1. Stadium, kurz vor der Häutung; b) 2. Stadium, einige Stunden nach der Häutung. Vergrößert.

sich am Femur auf 15, an der Tibia auf etwas weniger, zu einer Reihe geordneter Gruben von ungleicher Größe. Die obere Schwimmhaarreihe der Tibia wird von rund 40 kleinen Grubenkegeln begleitet. Im proximalen Teil des Trochanters sind die Schwimmhaare durch wenige schlanke Borsten ersetzt. Die Cerci (Fig. 56b) sind beiderseits mit Schwimmhaaren ausgerüstet. Diese sind auf der Innenseite ebenso zahlreich wie auf der Außenseite. Auf dem 3. Stadium überragen die nach außen gerichteten die der Innenseite an Zahl (s. Fig. 56c). In der folgenden Tabelle ist die Verteilung der systematisch wichtigen Chitinanhänge während der 3 Larvenstadien zusammengestellt.

Verteilung der Haargebilde.

	1. Stadium	2. Stadium	3. Stadium
Schuppen	Auf der ganzen Schädelkapsel	Sehr klein und wenig zahlreich auf der Postfrons	—
Dornen	Oberseite des Mentum, Außenseite und Spitze der Labialtaster, Innenseite des Stipes, seitliche Randpartien der Tergite des Mesothorax bis zum 7. Abdominalsegment, das ganze 8. Segment und die Cerci, obere Hälfte der Vorderseite von Coxa, Trochanter, Femur und Tibia, sowie die Rückenseite des Tarsus	Oberseite des Mentum, Außenseite der Labialtaster, sehr wenige auf der Innenseite des Stipes, seitliche Randpartien der Tergite des 1. bis 8. abdominalen Segments (excl.) und Unterseite der Cerci	—
Keulenhaare	—	Alle Tergite. Auf den Sterniten Übergangsstadien zu den kräftigen Zapfen des 8. Segments	Wie auf dem 2. Stadium, aber bedeutend zahlreicher
In Reihen geordnete Schwimmhaare	8. Segment. Außenseite der Styli, Femur und Tibia	7. und 8. Segment. Außen- und Innenkante der Cerci, Coxa, Trochanter, Femur, Tibia und Tarsus	Wie auf dem 2. Stadium, aber dichter gestellt

Schlußbemerkung.

Abschließend ist zu wiederholen, daß sich phylogenetisch die 3 Larvenstadien gegeneinander nur unvollkommen verwerten lassen. Der biogenetischen Grundregel zufolge ist zu erwarten, daß die jungen Larven primitivere Charaktere aufweisen als die erwachsenen. In der Tat sind ja auch die in Anpassung an das Wasserleben erworbenen Schwimmhaare bei den jungen Stadien geringer ausgebildet als bei den alten und die accessorischen Glieder der Fühler und Taster treten erst auf dem letzten larvalen Stadium auf. Andererseits sind aber die zur Unterstützung der Schwimmbewegungen ausgestalteten Extremitäten des Thorax bei jungen Tieren verhältnismäßig größer und kräftiger als

bei erwachsenen Larven, und die Seitenstigmen des Abdomens sind bei den frisch geschlüpften Tieren im Gegensatz zum Embryo vollständig rückgebildet, bei den Verpuppungsreifen aber normal entwickelt. Die typischen Larvenorgane erlangen somit im Laufe der



c

Fig. 57 c.

Larve von *Dytiscus marginalis* L., nach dem Leben. c) 3. Stadium, erwachsen. Vergrößert.

Metamorphose bis zur Verpuppung eine wachsende Ausgestaltung, während andere Organe zu Beginn der Metamorphose rückgebildet oder stark modifiziert werden, um erst gegen Schluß der larvalen Periode wieder aufzutreten und eine höhere Ausgestaltung zu erfahren. Der

letzte Fall betrifft ausschließlich solche Organe, welche auch während des Puppen- und Imagolebens tätig sind, z. B. die abdominalen Seitenstigmen, ferner die Flügel und die Geschlechtsorgane. Wir sehen somit die Larve zu Beginn ihrer Entwicklung sich langsam von ursprünglichen Charakteren abkehren und einer extrem larvalen Gestaltung zustreben, später jedoch anfangs retardierte Organsysteme in die fortschreitende Entwicklung mit einbeziehen (Respirationsorgane) und dadurch die Abkehr von der larvalen Gestalt und die Vorbereitung des imaginalen Typus vollziehen.

Marburg, am 9. Januar 1914.

Literaturverzeichnis.

Alt, W., Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. In: Zeitschr. wiss. Zool., Vol. IC, S. 357—413. Leipzig 1912.

— Über das Respirationssystem der Larve von Dytiscus marginalis L., ibid. Vol. IC, S. 414—443. Leipzig 1912.

Bade, E., Die Deutschen Schwimmkäfer. In: Nerthus, Illustr. Wochenschrift für Tier- und Pflanzenfreunde, Jg. 2, S. 428—430, 1900.

— Aus dem Leben des Gelbrandes. In: Blätter für Aquarien-Terrarienkunde, Jg. 13, S. 3—6, 1902.

— Das Süßwasser-Aquarium. 3. Aufl. Berlin 1909.

Balfour-Browne, F., On the life-history of Hydrobius fuscipes L. In: Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XLVII, Part. II, (No. 14), S. 317—340. Edinburgh 1910.

— The aquatic Coleoptera of the North Ebudes. In: The Annals of Scottish Natural History. July and October 1911. S. 149—216. Edinburgh 1911.

— The life-history of a water-beetle. In: Nature, Vol. XCII. No. 2288. S. 20—25. London und New York 1913.

Bauer, A., Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. In: Zeitschr. wiss. Zool. Vol. XCV, S. 594—646. Leipzig 1910.

Berlese, A., Gli insetti, loro organisazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo. Vol. I. Embriologia e Morfologia. Milano 1909.

Blunck, H., Beiträge zur Naturgeschichte des Dytiscus marginalis L. 1. und 2. Teil. In: Zoologische Jahrbücher. Abt. Systematik usw. XXXV. Bd. 1. Hft. S. 1—55. Jena 1913.

— Die Entwicklung des Dytiscus marginalis L. vom Ei bis zur Imago. 1. Teil. Das Embryonalleben. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXI, Hft. 1, Nr. 2. Leipzig 1914.

Boas, J.-E.-V., Über die Stigmen der Melolontha-Larve. In: Zoologischer Anzeiger. XVI. Jhg. S. 389—391. Leipzig 1893.

— Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. In: Zoologische Jahrbücher. Abt. Systematik usw. XII. Bd. S. 385—402. Jena 1899.

Börner, C., Neue Homologien zwischen Crustaceen und Insekten. Die Beißmandibel der Insekten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. In: Zoologischer Anzeiger. XXXIV. Bd. S. 100 bis 125. Leipzig 1909.

— Die Gliedmaßen der Arthropoden. In: A. Lang, Handbuch der Morphologie. Bd. IV. Jena 1914.

Börner, A., Die Verwandlungen der Insekten. (Vorläufige Mitteilung). In: Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin. S. 290—311. Berlin 1909.

Böving, A., Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie 1. u. 2. In: Ent. Meddel. (2.), 3. u. 4. Bd. S. 319—376 und 128—180. 1910 u. 1911.

De Bormans, A. und Kraus, H., Forficulidae und Hemimeridae. »Das Tierreich«. 11. Lief. Berlin 1900.

Brocher, F., Les phénomènes capillaires. Leur importance dans la biologie aquatique. In: Annales de Biologie lacustre. Tome IV. 52 Seiten. Bruxelles 1910.

— Etude anatomique et physiologique du système respiratoire chez les larves du genre Dytiscus. In: Annales de Biologie lacustre. Tome VI. S. 120 —147. Bruxelles 1913.

Burgess, E., The structure of the mouth in the larva of Dytiscus. In: Proc. Boston Soc. nat. Hist. Vol. XXI, 1880—1882, p. 223—228 (1883).

Burgess-Sopp, E. J. B., The birth and infancy of Dytiscus punctulatus Fab. In: 29. annual Report and Proceedings of the Lancashire and Cheshire entomol. Soc. p. 50—57. 1905.

Burmeister, H., Handbuch der Entomologie. Vol. I—V. Berlin 1832.

Carpenter, G. and M. Dowell, The mouth-parts of some beetle-Larvae (Dascillidae and Scarabaeidae), with especial reference to the Maxillulae and Hypopharynx. In: The Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. LVII. Part 4. April. S. 373—396. London 1912.

Casper, A., Die Körperdecke und die Drüsen von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. Hft. 3, S. 387—508. Leipzig 1913.

Chapuis, F. et E. Candèze, Catalogue des larves des Coléoptères. In: Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège. Tome VIII. S. 347—653. Liège 1853.

Deegener, P., Die Metamorphose der Insekten. Leipzig u. Berlin 1909.

— Zur Beurteilung der Insektenpuppe. In: Zoologischer Anzeiger. XXXVII. Bd. S. 495—505. Leipzig 1911.

Dewitz, H., Beiträge zur postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den Insekten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XXX. Suppl. S. 78—105. Leipzig 1878.

— Einige Beobachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. In: Zoologischer Anzeiger. XIII. Bd. S. 500—504 und 525—531. Leipzig 1890.

Dugès, E., Métamorphoses du Cybister fimbriolatus Say. In: Annales de la Société Entomologique de Belgique. Tome XXIX. S. 26—31. Bruxelles 1885.

Eichelbaum, F., Über die Maxillarladen der Coleopteren-Larven. In: Allgemeine Zeitschr. für Entomologie. VII. Bd. S. 225—229 und 276—281. Neudamm 1902.

Erichson, G., Genera Dyticeorum, Diss. ing., Berlin 1832.

— Genera et species Staphylinorum, Insectorum Coleopterorum familiae. Pars I u. II. Berlin 1839 (1841).

— Zur systematischen Kenntnis der Insektenlarven. In: Archiv für Naturgeschichte. 7. Jhg. I. Bd. S. 60—110. Berlin 1841.

Euscher, H., Das Chitinskelett von Dytiscus marginalis, Diss. ing., Marburg 1910.

Everts, J., Coleoptera Neerlandica. Supplement. Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. S'Gravenhage 1903.

Folsom, E., The anatomy and physiology of the mouth-parts of the Collembolan Orchesella cincta. In: Bull. Mus. Comp. Anat. Harward Coll. Vol. XXXV. S. 7—39. 1899.

— The development of the mouth-parts of Anurida maritima. In: Bulletin of the Museum of Comp. Zool. et Harward College. Vol. XXXVI. No. 5. S. 87—157. 1900.

Gerstaecker, A., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. V. Die Respirationsorgane (S. 119—131). Leipzig und Heidelberg 1874.

Grenacher, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

Grünberg, K., Über die Homologie des Trochanters bei Chilopoden und Insekten sowie über die Bedeutung sekundärer Einschnürungen am Trochanter verschiedener Insekten. In: Sitzungsber. der Ges. Naturforsch. Freunde. S. 74—82. Berlin 1903.

Günther, K., Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. C. S. 60—115. Leipzig 1912.

Handlirsch, A., Zur Systematik der Hexapoden. In: Zoologischer Anzeiger. XXVII. Bd. S. 733—759. Leipzig 1904.

— Die fossilen Insekten und die Phylogenie der recenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig 1908.

Hansen, H., Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Vorläufige Mitteilung. In: Zoologischer Anzeiger. 16. Jhg. S. 193—198, 201—212. Leipzig 1893.

Haupt, H., Über einige Insektenlarven im Aquarium. In: Wochenschr. Aquarien-Terrarienkunde. Jhg. 38. S. 357—359. 1905.

Herrmann, W., Gelbrand, Wasserkäfer, Rückenschwimmer. In: Allg. Fischereiztg. Jg. 27. S. 11—13. 1902.

Heymons, R., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. S. 595ff. Leipzig 1897.

— Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. In: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Bd. I. Heft 1. S. 137—188. Jena 1909.

Hesse, R., Die sogenannten einfachen Augen der Insekten. Vorläufige Mitteilung. In: Zool. Anzeiger. XXIV. Bd. S. 30—31. Leipzig 1901.

Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. LXX. Bd. (S. 400ff.) Leipzig 1901.

Hochreuther, E., Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Ibid. Vol. CIII. S. 1—114. Leipzig 1912.

Kemner, A., Beiträge zur Kenntnis einiger schwedischer Coleopterenlarven. I. Teil. In: Arkiv för Zoologi. Bd. VII. Hft. 4. Nr. 31. S. 1—31. Upsala und Stockholm 1913.

Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1892.

Korschelt, E. und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. 2. Heft. Jena 1892.

Korschelt, E., Zur Embryonalentwicklung des Dytiscus marginalis L. In: Zool. Jahrb. Suppl. 15, II. Bd. S. 499—532. Jena 1912.

Krancher, O., Der Bau der Stigmen bei den Insekten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XXXV. Leipzig 1881.

Lacordaire, Th., Introduction à l'Entomologie. Vol. I. Paris 1834. Vol. II. Paris 1838.

Lameere, A., Discours sur la raison d'être des métamorphoses chez les insectes. In: Ann. Soc. Entom. Belgique. XLIII. Bd. Bruxelles 1899.

Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. Leipzig 1899.

v. Linstow, Helminthologische Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus Gmel. In: Arch. für mikrosk. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. LI. Bd. S. 747—763. Bonn 1898.

Mangan, J., The presence of Maxillulae in Larvae of Dytiscidae. In: Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society. Vol. 56. Part. 2. Session 1911—1912. Nr. 11 6 p. Manchester 1912.

de Meijere, J., Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. In: Zoologische Jahrbücher, Abt. Anatomie usw. Bd. XIV. S. 417—476. Jena 1901.

Meinert, Fr., Om Mundens Bygning hos Laverne af Myrmeleontiderne, Hemerobierne og Dytiscerne. In: Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn for 1879 og 1880, S. 69—72.

— Noget mere om Spiracula cribaria og Os clausum, en Replik. In: Vidensk. Meddelelser fra den naturhist. Forening i Kjöbenhavn fra Aaret 1883. S. 68—91. Kjöbenhavn 1884.

— Sideorganerne hos Scarabae-Laverne. In: Kgl. Danske Videnskab. Selsk. Skr. 6 R. naturw. og mathem. Afd. T. VIII. Nr. 1. S. 1—72. Kjöbenhavn 1895.

— Vandkalvelarverne (Larvae Dytiscidarum). In: Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift. (6.) Naturw. math. Afd. Vol. IX. S. 341—440. (1898—1901.)

Miall, L., The transformations of Insects. In: Nature. Vol. V. 53. S. 152—158. London und New York 1895.

Müller, Fr., Für Darwin. 1864.

Nagel, W., Vergl. physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe usw. In: Bibliotheca Zoologica. Heft 18. Stuttgart 1894.

Patten, W., Eyes of Molluscs and Arthropods. In: Journal of Morphology. Vol. I. Boston 1887.
— Studies on the Eyes of Arthropods. In: Journal of Morphology. Vol. II. S. 97—190. Boston 1889.
Pérez, C., Contribution à l'étude des métamorphoses. In: Bull. scient. d. l. France et d. l. Belgique. T. XXXVII. 1903.
— Signification phylétique de la nymphe chez les Insects métaboles. In: Bull. Sc. France Belgique, 7. sér. T. XLIV. S. 221—233. 1910.
Portier, P., Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. In: Arch. Zool. expér. (5). Vol. VIII. S. 89—379, 68 Figg., tab. 1—4. Paris 1911.
Poyarkoff, E., Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (la Galéruque de l'Orme). In: Archives d'Anatomie Microscopique. T. XII. Fasc. III. S. 333—474. Paris 1910.
Reitter, E., Fauna Germanica. Die Käfer des deutschen Reiches. Vol. I. Stuttgart 1908.
Reuss, H., Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgem. Fischereiztg. Jg. 31. S. 261—267. München 1906.
Rösel von Rosenhof, A., Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigungen 2. Theil. Insektenbelustigungen, in welchen die Wasser-Insekten der ersten Klasse oder die sogenannten Wasser-Kefer überhaupt . . . Nürnberg 1749.
Rondeletius, G., Universae aquatilium Historiae pars altera cum veris ipsorum imaginibus. Lugduni 1555.
Roth, W., Studien über konvergente Formbildung an den Extremitäten schwimmender Insekten. Diss. ing. Leipzig 1909.
Rungius, H., Über eine Besonderheit des Larvendarmes von Dytiscus marginalis L. In: Zool. Anzeiger. Vol. XXXV. S. 341—347. Leipzig 1910.
— Der Darmkanal der Imago und Larve von Dytiscus marginalis L. (Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers). In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XCVIII. S. 179—287. Leipzig 1911.
Schindler, K., Die Metamorphose der Insekten. In: Zeitschr. für Naturwissenschaften. LXXV. Bd. S. 341—356. Stuttgart 1902.
Schiödte, J., Genera og species af Danmarks Eleutherata, at tjene som Fauna for denne Orden og som Indledning til dens Anatomie og Historie. Vol. I. Kjöbenhavn 1840.
— De metamorphosi Eleutheratorum observationes. In: Naturhist. Tidskrift. 3. Raekke. Bd. III. 1864—1865.
v. Siebold, C., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Teil I. Berlin 1848.
Sörensen, W., Foreloebig Meddelelse om Spiraclerne hos Insecterne Almindelighed og hos Scarabaeerne in Saerdeles hed. Kjöbenhavn 1895.
Sprengel, C., De partibus, quibus Insecta spiritus ducunt, commentarius. Lipsiae 1815.
Sturm, J., Deutschlands Fauna in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen. 5. Abth. Die Insekten, Käfer (1834). Nürnberg 1833.
Swammerdam, J., Historia Insectorum generalis, ofte algemeene Verhandeling van de bloedeloose Dierkens. Utrecht 1669.

Swammerdam, J., Bibel der Natur, ges. von H. Boerhave. Leipzig 1752.

Taschenberg, E., Die Insekten, Tausendfüßler und Spinnen. In: Brehms Thierleben. Allgemeine Kunde des Thierreichs. Große Ausgabe. 4 Abth. Wirbellose Thiere. Bd. I. Leipzig 1877.

— Dasselbe. 3. Aufl. Bd. IX. Leipzig 1892.

Thomson, C., Skandinav. Coleoptera. Vol. I. 1859, Lund. Vol. II 1860 ebenda.

Ulmer, G., Über Wasserkäfer und ihre Entwicklung. In: Nerthus, Jahrg. 5. S. 71—73, 89—91, 105—106 1903.

Verhoeff, C., Cerci und Styli der Tracheaten. In: Entomol. Nachrichten. 21. Jhg. S. 166—168. Berlin 1895.

— Über Tracheaten-Beine. 2. Aufsatz, Trochanter und Präfemur. In. Zoolog. Anzeiger. XXVI. Bd. S. 205—214. Leipzig 1903.

Wesenberg-Lund, Biologische Studien über Dytisciden. In: Internat. Rev. Hydrobiol. Vol. V. S. 1—129. 1912.

Westwood, J., An Introduction to the modern Classification of Insects. Vol. I. London 1839.

Ziegler, Zoologisches Wörterbuch. 1911.

Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenetische Bedeutung desselben,

zugleich ein zusammenfassender kritischer Rückblick und neuer Beitrag

von

Karl W. Verhoeff

in Pasing bei München.

Mit 12 Figuren im Text und Tafel I und II.

Inhaltsübersicht.

I. Rückblick und kritische Vorbemerkungen.

In den Jahren 1893—1896 veröffentlichte ich eine Reihe von Schriften über die Abdominalringe, Copulationsorgane, Legeapparate und einige andre Organe der Coleopteren, durch welche ich

1. die Kenntnis dieser Körperteile an sich zu fördern suchte,
2. neue phylogenetische Gesichtspunkte eröffnet,
3. der Systematik neue Handhaben geliefert habe.

Meine damaligen Arbeiten zerfallen ganz natürlich in zwei Gruppen, nämlich

a) diejenigen, welche der ersten mehr allgemeinen Orientierung dienen, auf feinere Einzelheiten nicht eingehen, aber unterstützt von

mehr oder weniger schematischen Abbildungen gewisse Grundzüge herauszuschälen suchten. Hierher gehören folgende Schriften:

1. Vergl. Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera, ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Verwandtschaft derselben. Deutsche entom. Zeitschr. Berlin 1893. S. 113—170, 4 Taf.

2. Vergl. Untersuchungen über die Abdominalsegmente, insbesondere die Legeapparate der weiblichen Coleoptera, ein Beitrag zur Phylogenie derselben. Deutsche entom. Zeitschr. 1893. S. 209—260. 2 Taf.

3. Zur Kenntnis der vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Coleoptera. Daselbst 1894. S. 177—188.

b) In den weiteren Abhandlungen habe ich eine Reihe besonderer Familien eingehender untersucht, wobei ich zum Teil darauf Wert legte, ursprüngliche Gruppen genauer zu behandeln, zum Teil eigenartige sekundäre Verhältnisse klarzustellen. Die Abbildungen der beigegebenen Tafeln wurden mikroskopischen Präparaten entnommen, also im Gegensatz zu den Abbildungen der Schriften Nr. 1 und 2 möglichst naturgetreu gehalten, womit jedoch lediglich gesagt sein soll, daß sie durchschnittlich genauer sind als die meistens mit der Lupe aufgenommenen Zeichnungen in Nr. 1 und 2. Es gehören hierher folgende Schriften:

4. Vergl. Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiiden, untersucht auf Grund der Abdominalsegmente, Copulationsorgane, Legeapparate und Dorsaldrüsen, ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie der Coleopteren. Archiv f. Nat. 1894. Bd. I. Hft. 2. S. 129—210. 4 Taf.

5. Beiträge zur vergl. Morphologie des Abdomens der Coccinelliden und über die Hinterleibsmuskulatur von *Coccinella* usw. Archiv f. Nat. 1895. Bd. I. Hft. 1. S. 1—80. 6 Taf.

6. Vergl. morphologische Untersuchungen über das Abdomen der Endomychiden, Erotyliden und Languriiden (im alten Sinne) und über die Muskulatur des Copulationsapparates von *Triplax*. Archiv f. Nat. 1895. Bd. I. Hft. 2. S. 213—287. 2 Taf.

7. Über das Abdomen der Scolytiden, ein Beitrag zur vergl. Morphologie des Hinterleibes der Coleopteren. Archiv f. Nat. 1896. Bd. I. Hft. 2. S. 109—144. 2 Taf.

In sämtlichen Aufsätzen bin ich bestrebt gewesen, vorwiegend diejenigen Organe darzustellen, deren Auffassung oder Beobachtung schwieriger ist, während ich auf die Darstellung von Körperteilen,

welche schon der Anfänger leicht erkennen kann, meistens verzichtet habe.

Meine Arbeiten müssen ferner aus ihrer Zeit verstanden werden, d. h. aus einem Zustande größter Verworrenheit der abdominalen vergleichenden Morphologie, worauf ich hier nicht näher eingehen will, wovon man sich aber an zahlreichen Schriften überzeugen kann, welche den meinigen vorangingen. Aus den zahlreichen Ergebnissen meiner Studien seien hier nur ganz wenige allgemeinste hervorgehoben, nämlich:

1. die Erkenntnis, daß das Abdomen der Coleopteren primär allgemein, d. h. bei allen mehr ursprünglichen Abdominalbau bewahrenden Familien aus zehn Ringen besteht,

2. die Durchführung einer einheitlichen Nomenklatur bzw. Zählung und Erklärung der Dorsal- und Ventralplatten, die wir jetzt Tergite und Sternite nennen.

3. habe ich die Verschiedenheit der Ausprägung der abdominalen Stigmen dargelegt und die sich daraus ergebende phylogenetische Bedeutung derselben.

4. sind Parameren und Penis in ihren mannigfaltigen Prägungen einheitlich dargestellt worden und auf Grund von Punkt eins wurde gezeigt, daß sie mit den Stammteilen der Ringe, d. h. Sterniten und Tergiten nichts zu tun haben, sondern auf umgewandelte Segmentanhänge zurückzuführen sind.

5. habe ich den wesentlichen Unterschied betont, welcher besteht zwischen den äußerlich gelegenen und mit Haaren, Tastborsten, Porenkanälen und Drüsen ausgerüsteten Sterniten und Tergiten einerseits und ihren ins Körperinnere versenkten, jener Auszeichnungen entbehrenden Skleritderivaten, den Bögen und Spicula anderseits (Spiculum ventrale und gastrale, Radii u. a.).

Man kann aus einer ganzen Reihe späterer Schriften ersehen, daß meine vorgenannten Arbeiten nützlich gewesen sind, indem meine abdominale Morphologie benutzt und bestätigt wurde. So, um nur zwei Beispiele anzuführen, von K. Escherich in seiner Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus*, Dissertation in Karlsruhe 1898, wo eine richtige Auffassung des Abdomens auf der beigegebenen Tafel in Fig. 2 bis 9 zum Ausdruck gebracht wurde, und von H. J. Kolbe in seinen vergleichenden morphologischen Untersuchungen von Coleopteren, Festschrift für E. v. Martens, Archiv f. Nat., Beiheft 1901, welcher auf Taf. III in Fig. 25 und 26 durch Zahlen einen nützlichen Vergleich

gibt über meine neue Zählung der Tergite und Sternite und die alte oberflächliche, rein deskriptive.

Trotzdem bin ich von der Folgezeit insofern enttäuscht worden, als sich niemand gefunden hat, welcher die Bearbeitung des Coleopteren-Abdomens in dem 1893—96 von mir verfolgten Sinne weiter fortgesetzt hätte. Ich selbst stellte meine Untersuchungen in dieser Hinsicht seit fast zwei Jahrzehnten ein, da ich durch andre zoologische Arbeiten in Anspruch genommen wurde.

1905 veröffentlichte B. WANDOLLECK eine Arbeit »Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer«, Zool. Jahrbücher. Bd. XXII. Heft 3. S. 477—576, mit einer Tafel. Sein Thema umschreibt er selbst auf S. 483, wo es heißt: »Es werden mich nur die letzten Segmente des weiblichen Abdomens beschäftigen, das 8., 9., 10. Tergit und das 8. und 9. Sternit.« Er untersuchte außer Cerambyciden Vertreter der Elateriden, Buprestiden, Chrysomeliden, Lagriiden und Cisteliden. S. 484 erklärt er ausdrücklich:

»Durch eine Anzahl von Arbeiten früherer Autoren und vor allem durch die Arbeiten VERHOEFFS ist jetzt endgültig festgestellt worden, daß das Abdomen der weiblichen Coleopteren aus zehn Tergiten und neun Sterniten zusammengesetzt wird.«

WANDOLLECKS Untersuchungen sind dankenswert als ein Beitrag zur Kenntnis der Legeapparate der genannten Familien und zugleich eine ausführliche Bestätigung meiner einschlägigen Mitteilungen in den Arbeiten Nr. 4 und 6.

Nicht mit Unrecht tadelt WANDOLLECK die mangelnde Übersichtlichkeit meiner Abbildungen in den Arbeiten Nr. 1 und 2. Leider kann ich ihm erst jetzt verraten, daß ich mich damals in einer Zwangslage befand, d. h. ich mußte mit dem spärlichen Tafelraum haushalten und hatte ohnehin Mühe, Dr. KRAATZ zur Bewilligung der betreffenden Tafeln zu bewegen. Im übrigen aber bin ich nicht der Ansicht, daß man alles und jedes Beobachtete darstellen kann und soll, vielmehr muß vom Leser verlangt werden, daß er den einfacheren Verhältnissen auch ohne Abbildungen folgen kann und für Leute, welche überhaupt keine Objekte selbst in die Hand nehmen wollen, schrieb und schreibe ich nicht, für solche kommen nur die allgemeinsten Ergebnisse in Betracht.

Neue Gesichtspunkte hat die Arbeit WANDOLLECKS nicht erbracht. Um so fruchtbarer scheint hinsichtlich derselben eine soeben in der Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. CXIV, Hft. 1 S. 1894 (mit Abbildungen

und einer Tafel) erschienene Abhandlung von W. Harnisch zu sein: »Über den männlichen Begattungsapparat einiger Chrysomeliden, ein Beitrag zur Phylogenie des Copulationsapparates der Käfer«. Man hat an dieser Schrift scharf den physiologisch-anatomischen Teil einerseits und den vergleichend-morphologisch-phylogenetischen anderseits zu unterscheiden.

Die physiologischen Untersuchungen sind entschieden verdienstvoll, auch befinde ich mich mit Harnisch hinsichtlich seiner Ausführungen über die »biologische Bedeutung der Komplikation des Copulationsapparates« (S. 63) im wesentlichen in Übereinstimmung. Was er S. 65 über »Kreuzungsverhinderung« und über die biologische Bedeutung der »Rutenblase« sagt, ist entschieden der wertvollste Teil seiner Arbeit. Hinsichtlich der Auffassung der Rutenblase als »sekundär eingestülpten Teil der Körperfläche« und des »Präpenis« (S. 81) als »eine spezielle Neubildung« kann ich Harnisch ebenfalls beistimmen. Letzteres ist freilich längst von mir erwiesen worden.

Der vergleichend-morphologisch-phylogenetische Hauptteil der Arbeit aber ist dermaßen verfehlt, daß er nur als ein bedauerlicher wissenschaftlicher Rückschritt bezeichnet werden kann.

Da ich im folgenden zum Teil auf frühere Studien zurückkomme, zum Teil neue Befunde auseinanderzusetzen habe, ergibt sich von selbst Gelegenheit, die Irrtümer von Harnisch im einzelnen zu besprechen. Es muß jedoch schon im allgemeinen folgendes vorausgeschickt werden:

Wer immer sich mit irgend einer Gruppe von Gliedertieren wissenschaftlich beschäftigen will, muß aus Kolleg oder Handbuch lernen, daß sich der Körper der Gliedertiere aus Segmenten oder Ringen zusammensetzt und daß die einzelnen Ringe eine gewisse Selbständigkeit aufweisen. Wenn wir die Zellen der Lebewesen mit den Backsteinen eines Hauses vergleichen können, so lassen sich die Ringe eines Gliedertieres mit den Wagen eines Eisenbahnzuges oder mit den in linearer Folge hintereinander befindlichen Zellenkammern von Orthöcien-Bauten solitärer Hymenopteren in Rubus- und andern Zweigen vergleichen.

Gegen diese Erkenntnis der Selbständigkeit der einzelnen Ringe ist in ungezählten Fällen gefehlt worden[1]. So habe ich schon vor 20 Jahren gegen diejenigen (nicht nur Dilettanten,

[1] Hierzu hat zweifellos F. Steins klassisches Werk über »Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer«, Berlin 1847, wesentlich beigetragen, denn in ihm wird ständig von »Rücken- und Bauchsegmenten« gesprochen.

sondern auch Zoologen!) angekämpft, welche fälschlich von »Dorsalsegmenten« und »Ventralsegmenten« sprechen, ohne zu wissen, daß der einzelne Ring eine Einheit vorstellt. Aber trotz dieser Bekämpfung ist das Falsche wieder aufgetaucht, im neuen Jahrhundert neben den alten »Ventralsegmenten« sogar »Halbsegmente«, statt der richtigen Bezeichnungen Dorsal- und Ventralplatten oder Tergit und Sternit. Letztere sind absolut keine »Halbsegmente«, nur für denjenigen, welcher sich das Segment fälschlich vorstellt als allein aus Tergit und Sternit bestehend.

Wie verhängnisvoll das Verkennen der Einheitlichkeit der Ringe, im besonderen Falle der Abdominalsegmente der Insekten, werden kann, beweist in überaus lehrreicher Weise die Arbeit von Harnisch, in welcher dieser Kardinalmangel auf S. 71 in folgender Weise zum Ausdruck gebracht worden ist.

Nachdem er nämlich die hauptsächlich von mir begründete Zehnringeligkeit des Käferabdomens bemängeln zu müssen geglaubt hat, insbesondere sich das Verschwinden der »beiden Sternite vorn« nicht hat vorstellen können (obwohl er im Widerspruch damit in der Fig. 61 für *Lina populi* selbst ein schmales »1.« Sternit angegeben hat), fährt auf S. 71 Harnisch also fort: »Diesen Sternitenausfall brauchen wir aber nicht anzunehmen, wenn es uns gelingen sollte, die beiden fehlenden Sternite im Copulationsapparat wiederzufinden. Dann hätten wir also tatsächlich in dem ersten versteckten Sternit das wahre erste, in dem folgenden sichtbaren das zweite. Wie nun aus Textfig. 14 ersichtlich (Seitenansicht von *Lina populi* ♂ und ♀), liegt dieses aber unter dem 4. Tergit; es muß also(!) eine Verschiebung der Rücken- und Bauchplatten gegeneinander stattgefunden haben[1].«

S. 72 oben fährt Harnisch also fort: »Für meine Beweisführung, daß wir diese ausgefallenen Sternite tatsächlich im Copulationsapparat wiederfinden, werde ich zuerst bei *Lina populi* und einigen andern Käfern die neun Dorsal- und sechs Ventralplatten nachweisen, also

[1] Diese Idee stammt übrigens keineswegs von Harnisch, sondern ist bereits 1847 von F. Stein in seinem genannten Werk auf S. 11 also ausgedrückt: »Sämtliche Bauchsegmente der Käfer sind gegen die Rückensegmente mehr oder weniger weit nach hinten verschoben, und daher berechtigt die gleiche Lage eines Rücken- und Bauchsegmentes durchaus nicht, diese für gleichnamig zu halten.« — Stein betrachtete jedoch das Käferabdomen als aus neun Ringen zusammengesetzt und glaubte nur an eine Verschiebung um einen Ring, ihm fehlte zur richtigen Auffassung nur noch das 1. Sternit und 10. Tergit. Harnisch dagegen will eine Verschiebung um zwei Ringe vertreten und bleibt damit noch hinter Stein zurück, d. h. vertritt einen Rückschritt um 66 Jahre! —

die Differenz von drei Platten zeigen, zweitens den segmentalen Charakter der drei Stücke des Copulationsapparates feststellen.«

Für die ganz ungeheuerliche Behauptung einer Verschiebung der Tergite und Sternite[1] (und zwar wie aus seinen Ausführungen hervorgeht in dem Sinne, daß die ventralen Sklerite um zwei Segmente gegen die dorsalen nach hinten verrückt seien) ist auch nicht eine einzige begründende Tatsache beigebracht worden! Dagegen kann sich jeder Anfänger auf diesem Gebiete an Larven, Nymphen und Imagines davon überzeugen (und dazu genügt schon eine gute Lupe), daß der Zusammenhang der einzelnen Ringe und zwar insbesondere des 3. bis 8. Abdominalringes auf das strengste gewahrt wird.

Es muß ferner an die abdominale Longitudinalmuskulatur erinnert werden, welche ich übrigens für *Coccinella* im Aufsatz Nr. 5 behandelt habe. Auch diese Muskulatur tritt dorsal und ventral in einem strengen segmentalen Zusammenhang auf und verhindert, da sie mit den Skleriten in Wechselwirkung steht, vollständig die behaupteten Verschiebungen.

Ferner kommt das abdominale Tracheensystem in Betracht, dessen Stigmen streng segmental angeordnet sind[2], während die von ihnen ausgehenden Tracheen, welche jene Muskulatur sowie ihre Tergite und Sternite (Hypodermis) versorgen, ebenfalls die Verschiebungen unmöglich machen.

Der Kardinalfehler[3] von Harnisch ergibt sich also

I. aus der Verkennung der elementaren Eigenart der Segmente,

II. folgt er auch aus andern unrichtigen Beobachtungen, unter denen an erster Stelle die Tatsache zu nennen ist, daß Harnisch Metanotum

[1] S. 71 gibt Harnisch für *Lina populi* die beistehende, völlig verfehlte Abdominalformel, auf welche wir weiterhin zurückkommen. $\frac{(1)\,2\,3\,4\,5\,6\,7\,\overset{8}{9}}{(1)\,2\,3\,4\,5\,6}$.

[2] Den segmentalen strengen Zusammenhang zwischen Stigmenpaaren und abdominalen Tergiten hat Stein zuerst erkannt, aber seine (man kann jetzt noch sagen) goldenen Worte sind von Harnisch ebenfalls mißachtet worden, sonst hätte er unmöglich seine Abb. 60 liefern können, d. h. die Erklärung Steins 1847 auf S. 10 seiner Abhandlung gegenüber Schiödte und Heer — »das sehr ansehnlich entwickelte 1. Rückensegment (recte Tergit) haben beide Forscher übersehen, was nicht hätte geschehen können, wenn sie die Relation, in der die Stigmen zu den Rückensegmenten (recte Tergiten) stehen, beobachtet hätten« — gilt 1915 wiederum für Harnisch.

[3] Diese Bezeichnung ist notwendig, weil ein ganzes darauf aufgebautes wissenschaftliches Kartenhaus in sich selbst zusammenstürzt!

und 1. Tergit des Abdomens verwechselt hat[1]! Ich verweise auf seine Fig. 60, S. 71, wo das Metanotum mit »1. Tergit« bezeichnet worden ist, obwohl schon die spitzen Seitenzipfel das Metanotum anzeigen. Außerdem liegen die fünf abdominalen Stigmenpaare neben dem 1. bis 5. Tergit, die hier fälschlich mit »2.« bis »6.« bezeichnet sind. In HARNISCHS Fig. 60 sind aber die großen 1. Stigmen zu weit nach vorn gezeichnet, eben infolge jenes Irrtums. Daraus erklärt sich dann weiter die Behauptung, »die 1. Platte liegt vollkommen im Körperinnern verborgen«, was übrigens selbst auf das Metanotum nur halbwegs zutrifft. Die Verkennung des Metanotum zeugt flugs eine neue Hypothese (S. 72), »daß das 1. Stigma die doppelte Größe der beiden folgenden hat und es daher nicht ausgeschlossen ist, daß es aus der Verwachsung zweier Stigmen (!), des der ersten und des der zweiten Dorsalplatte, entstanden ist« usw. — Ich habe schon Tausende von Käferstigmen beobachtet, aber noch niemals eine Verwachsung von zweien, die ebenfalls der segmentalen Einheitlichkeit zuwiderläuft.

III. hat sich HARNISCH in gänzlicher Verkennung der phylogenetischen Verhältnisse der Coleopteren in den Chrysomeliden eine der für die Beurteilung der vergleichenden Morphologie des Abdomens ungeeignetsten, weil am meisten abgeleiteten Familien ausgesucht, worauf ich im folgenden noch näher eingehen will. Hier sei nur der abdominalen Stigmenpaare gedacht, weil gerade bei der von H. am meisten berücksichtigten Gattung *Lina* in diesen die derivate Natur dieser Gattung besonders deutlich zutage tritt. Innerhalb der Insekten haben die ursprünglichen und zugleich gestreckteren Formen höchstens 3 + 8 (4 + 8) Stigmenpaare, während bei den abgeleiteten Formen sich diese Zahl vermindert. Bei den meisten Chrysomeliden ist die Zahl der abdominalen Stigmenpaare auf sieben zurückgegangen, nämlich sechs Paare in den Pleuralhäuten, während das siebente in die Seiten des 7. Tergites gerückt ist. Bei *Lina* dagegen fehlt nicht nur das 7. Stigmenpaar vollständig, sondern es ist auch das 6. Paar zu einem rudimentären geworden und daher von HARNISCH ganz übersehen. In einem guten Präparat kann man es jedoch schon mit der Lupe leicht erkennen.

IV. hat HARNISCH die einschlägige Literatur in seiner Arbeit zwar zusammengestellt, aber trotzdem die Arbeiten über primitivere Familien nicht nur, sondern überhaupt über alle nicht besonders abgeleiteten dermaßen mißachtet, daß er die zahl-

[1] Schon ein Blick auf Abb. 151 und 152 in H. J. KOLBES »Einführung in die Kenntnis der Insekten« hätte vor diesem groben Irrtum bewahren sollen.

reichen Beobachtungen, die ich in den angegebenen Schriften namentlich über das 2., 8. und 9. Sternit, sowie 10. Tergit gemacht habe, einfach übersah. — Weil nun die vermutete Verschiebung der Abdominalsklerite eine Unmöglichkeit ist, vielmehr Sternit und Tergit eines bestimmten Ringes in strengem Verband bleiben, da ich außerdem in Dutzenden von Fällen das wirkliche 8. und 9. männliche Sternit längst nachgewiesen habe, so ist die Zurückführung des Penis und der Parameren auf diese ein gänzlich haltloser Versuch.

Das wirkliche 2. Abdominalsternit fehlt bei primitiveren Coleopteren-Familien übrigens durchaus nicht, worauf ich noch zurückkomme, es ist vielmehr bei zahlreichen Formen sehr deutlich ausgebildet[1]. Daß aber das 1. Abdominalsternit der Imagines bis auf Rudimente fast immer wirklich fehlt, ist durchaus nichts Merkwürdiges, vielmehr eine natürliche Folge des physiologischen Verhältnisses von Thorax und Abdomen. Der Thorax ist nämlich nach vorn oben infolge des Halsschildes und nach unten hinten infolge der großen Hüften der Hinterbeine ausgedehnt. An diese Dehnung hat sich das Abdomen einfach angepaßt, d. h. es war oben genug Platz vorhanden, um allen Tergiten Spielraum zu gewähren. Unten dagegen drängten die Hüften so sehr nach hinten, daß das 1. Sternit verschwinden mußte, aber auch dies zum Teil deshalb, weil die folgenden Ringe so energisch ihren bestimmten Platz innehielten.

Wenn auch bei fast allen Coleopteren-Imagines das 1. Sternit des Abdomens verloren gegangen oder nur noch in Rudimenten angedeutet ist, so gibt es doch noch einige Formen, bei welchen es sich erhalten hat und zwar bei den pseudolarvalen Weibchen von *Lampyris noctiluca* und *Homalisus suturalis*. Das weibliche *Homalisus*-Abdomen ist vom schwachen 10. Tergit abgesehen das primitivste, welches ich unter den Coleopteren überhaupt kenne, denn das 1. und 2. Sternit sind vollkommen typisch ausgebildet und gleichen durchaus den weiter folgenden Sterniten. Die ursprüngliche Beschaffenheit der Beine, insbesondere der hinteren, hat noch keinerlei Einfluß auf das 1. und 2. Sternit gewonnen. Das 1. abdominale Stigmenpaar gleicht noch vollkommen seinen Nachfolgern. Da nun von der Verkümmerung des 1. Sternites abgesehen das 1. bis 8. Abdominalsegment der Männchen von *Homalisus*

[1] Verwiesen sei hier auf meinen Aufsatz in Nr. 9 und 10 des Zool. Anzeigers 1916: »Vergl. Morph. des 1.—4. Abdominalsternites der Coleopteren und Beziehungen des Metathorax zu denselben«.

und *Lampyris* im wesentlichen denen der Weibchen entsprechen und jede Spur irgend einer Verschiebung völlig fehlt, so kann man sich schon an jeder dieser Gattungen allein davon überzeugen, daß das 8. und 9. Sternit in beiden Geschlechtern als solche unverkennbar ausgeprägt sind und mit den Copulationsorganen vergleichend-morphologisch gar nichts zu tun haben.

Übrigens ist das 1. Sternit des Abdomens auch bei den weiblichen *Lampyris* recht deutlich erkennbar, wenn auch nicht so scharf ausgeprägt wie bei *Homalisus*, da es an Größe dem 2. Sternit nachsteht und die abdominalen Sklerite bei *Lampyris* überhaupt verhältlich zart ausgeprägt sind. Hiermit verbessere ich meine Angabe über das 1. Sternit in meinem Aufsatz Nr. 4 (1894), wo ich auf S. 144 dasselbe als fehlend angab. Damals stand mir nur ein *Lampyris*-Weibchen zur Verfügung, *Homalisus*-Weibchen überhaupt nicht, auch war die Aufmerksamkeit noch nicht in dem Maße auf das 1. Sternit gelenkt, wie es sich später als erforderlich erwies. —

Kolbe hat 1901 a. a. O. S. 117 ebenfalls hervorgehoben: »Bei den ungeflügelten Weibchen von *Lampyris*, *Lamprorhiza* und *Drilus* ist sogar das ventrale Halbsegment (recte Sternit) des 1. Abdominalringes vorhanden und an den Seiten äußerlich sichtbar.« Hierzu sei jedoch bemerkt, daß dieses 1. Sternit von unten frei sichtbar ist, während die »an den Seiten« befindlichen Teile nicht zum Sternit gehören, sondern Pleurite vorstellen. *Lamprorhiza* ist wegen der äußerst zarten Haut zur Beobachtung weniger geeignet als *Lampyris* und *Homalisus*.

Die Unmöglichkeit einer Zurückführung des Penis und der Parameren auf Sternite geht zwar aus dem Gesagten schon zur Genüge hervor, ich möchte aber doch noch betonen, daß auch der rein morphologische Bau dieser Organe, insbesondere ihre gliedmaßenartige und hohlkörpermäßige Beschaffenheit eine Beziehung auf Segmentsklerite von vornherein äußerst gewagt erscheinen läßt. Dazu kommt ferner der Umstand, daß Harnisch die Parameren in ihrer ausgesprochen extremitätenartigen Beschaffenheit, z. B. bei den Coccinelliden, entweder ignoriert oder überhaupt nicht kennt. Endlich geht aus der von mir erwiesenen und im folgenden nochmals berührten phylogenetischen Folge die Gliedmaßennatur der Parameren mit aller nur wünschenswerten Klarheit hervor.

Hinsichtlich der Zahl der Abdominalringe beruft sich Harnisch (S. 68) auf die veralteten Anschauungen Schaums von 1863, statt neuere, gründlichere Untersuchungen zu berücksichtigen. Er rügt es,

daß ich den »sogenannten Nachschieber der Käferlarven für ein Segment« erkläre, obwohl das bei nur kurzer Prüfung einiger geeigneter Objekte leicht einzusehen ist. Gerade zur rechten Zeit erschien jedoch die hübsche Doktordissertation von P. Brass, »Das 10. Abdominalsegment der Käferlarven als Bewegungsorgan«, Greifswald 1914, in welcher mit aller Deutlichkeit diese Frage zur Entscheidung gebracht wird. Auf S. 44 betont Brass mit Recht hinsichtlich der Larven derjenigen Familien, welche das 10. Abdominalsegment nicht in einen Nachschieber umgewandelt zeigen, daß auch »alle diese wohl zehn typische Abdominalsegmente besitzen, wenn auch häufig die Grenze zwischen 9. und 10. Segment sehr verwischt ist«. Ich möchte daran anschließend nur noch erwähnen, daß bei den Larven der *Lamellicornia* das 10. Abdominalsegment sogar oft besonders stark entwickelt ist. Schließlich bleibt auch Harnisch nichts andres übrig, als das 10. Abdominalsegment anzuerkennen, wenn auch nur »bei einigen Käferlarven«.

In den oben angeführten Arbeiten sind zwar schon genug Formen von mir beschrieben worden, deren primitives Abdomen zehn Abdominalringe erkennen läßt, insbesondere auch ein 8. und 9. männliches Sternit — ich erinnere z. B. an Fig. 2 *Lygistopterus*, Fig. 5 *Eros*, 14 *Danacaea*, 48 und 49 *Dasytes* und 85 *Cantharis* (= *Telephorus*) im Aufsatz Nr. 4 —, aber ich will im folgenden doch abermals und noch genauer auf diese Verhältnisse eingehen.

Vorweg sei aber schließlich noch auf eine wichtige Tatsache hingewiesen, welche ebenfalls die Anschauungen von Harnisch als unmögliche bezeichnet, nämlich die durch eine tiefe segmentale Spalte voneinander getrennten, echten männlichen Sternite des 8. und 9. Ringes, während im Gegensatz dazu Parameren und Penis stets zusammenhängen und oft mehr oder weniger verwachsen sind. Außerdem befindet sich das 8. und 9. Sternit, auch wenn dieselben mehr oder weniger versteckt liegen, doch stets an der Oberfläche des Abdomens, wie das von Skleriten erwartet werden muß, während sich die Copulationsorgane in der Ruhelage stets in einer tiefen Tasche eingesenkt finden.

Eine andere, nicht minder wichtige Tatsache ist die Zweigliedrigkeit vieler Parameren, die sich nur verstehen läßt, wenn man diese als Gliedmaßen betrachtet. Harnisch hat auch dies wie vieles andre ignoriert, wo er aber wie auf S. 78 an der Hand des »Copulationsapparates des Maikäfers« von meinem »kapseligen Paramerentypus« spricht, zeigt er lediglich, daß er meine Ausführungen nicht verstanden hat.

Die Grundglieder der Parameren sind von mir für zahlreiche Gattungen verschiedenster Familien als Basalplatten beschrieben worden, d. h. sie erfuhren durch ihre Anpassung an und Verbindung mit dem Penis die verschiedensten Modifikationen.

Die Endglieder der Parameren aber haben ihre gliedmaßenartige Natur in zahllosen Fällen beibehalten, ich erinnere nur an S. 266 in meiner Endomychiden- usw. Arbeit, wo es heißt: »Bei Erotyliden sind stets getrennte und bewegliche Paramerenendteile von stylusartiger Form vorhanden, welche in einer häutigen Grube auf dem Ende der Basalplattenmulde sitzen.«

Die Zweigliedrigkeit der Parameren kommt hier wie in zahlreichen andern Fällen, z. B. noch deutlicher bei den Coccinelliden, in der Tatsache zum Ausdruck, daß die Endglieder gegen die Grundglieder beweglich sind.

Da die im vorigen berührten Anschauungen von Harnisch sich auf unrichtige Unterlagen aufbauen, fallen natürlich zahlreiche polemische Bemerkungen (z. B. auf S. 4), welche er gegen Wandolleck und besonders gegen mich gerichtet hat, als haltlos zusammen. Es muß aber doch dagegen Protest erhoben werden, daß ein mit der vergleichenden Morphologie der Insekten und den Familien der Coleopteren so wenig vertrauter Autor nicht nur die vorhandene Literatur so ungenügend benutzt hat, sondern auch andern in überstürzter Weise Vorwürfe macht. Wenn es S. 21 oben heißt, »daß man das 7. Sternit selten, das 8. überhaupt nicht[1] als solches erkannt hat« (!), dann bedarf es nach dem Vorigen keines weiteren Zusatzes. Harnisch findet S. 22 oben die »Veröffentlichungen ...« »über den Copulationsapparat ...« »so widersprechend«, daß »ein Eingehen auf die bisherige Literatur das Verständnis nur erschweren würde«. Auch dieses Geständnis ist vollkommen natürlich und begreiflich. Weniger verständlich finde ich den Satz (S. 23): »Das Atrium genitale ist eine feine, durchsichtige Chitinhaut«. — »Atrium« heißt doch Saal, Halle oder auch Höhle, wie aber ein Raum eine Haut sein kann, begreife ich nicht!

Ausblick auf andere Gliedertierklassen.

In verschiedenen Schriften über andre Insektenordnungen habe ich gezeigt, daß Genitalanhänge beider Geschlechter auch bei Thysanuren, Dermapteren, Rhynchoten u. a. als Gliedmaßen zu

[1] Es ist unglaublich, daß trotz Steins prächtiger Abhandlung von 1847 so etwas 1915 gedruckt wird!

betrachten sind. Auf Sternite können sie in diesen Ordnungen ebensowenig zurückgeführt werden wie bei Coleopteren. Werfen wir aber einen Blick auf andre Gliedertierklassen, dann sprechen auch diese die unzweideutigste Sprache dafür, daß die Ausführwege der Geschlechtszellen mit Gliedmaßen in Zusammenhang treten:

Allbekannt sind die Verhältnisse beim Flußkrebs, dessen Samenleiter an den letzten thorakalen Coxopoditen münden, während das zugehörige Sternit als eine kleine Platte davon getrennt ist. Bei den Isopoden verbindet sich der Penis mit den 1. und 2. Pleopoden in einer Weise, daß man unwillkürlich an das Verhältnis von Penis und Parameren bei den Käfern erinnert wird. Nicht nur in morphologischer, sondern auch in physiologischer Hinsicht besteht eine gewisse Ähnlichkeit, wenigstens soweit das bei sonst so abweichenden Tieren möglich ist. Bei Pantopoden münden die Geschlechtswege beider Geschlechter sogar in den Gliedmaßen selbst weit hinter den Grundgliedern. Unter den Chilopoden zeigen uns besonders die die Eier haltenden Genitalgliedmaßen weiblicher Lithobiiden sehr deutlich die Verbindung von Genitalöffnung und Extremitäten. Die durch besonders charakteristische Sternite ausgezeichneten Diplopoden besitzen im männlichen Geschlecht in zahlreichen Formen zweite Hüften, welche von den Vasa deferentia durchbohrt werden, aber niemals werden von den Geschlechtswegen die Sternite durchbohrt.

Wenn sich sonst außerhalb der Geschlechtsmündungen Spermabehälter vorfinden, dann liegen dieselben wie bei den Araneen und Diplopoden wiederum stets in bestimmten Gliedmaßen, aber nicht in Sterniten.

Den Penis der Coleopteren stellte sich HARNISCH als ein zusammengerolltes Sternit vor und mußte nun demgemäß an ihm eine Verwachsungsnaht auffinden. Angenommen, eine solche wäre vorhanden, dann wäre das noch gar kein Beweis für die sternale Natur des Penis. Es müßte vielmehr mit einer Verwachsung desselben aus ursprünglichen zwei getrennten Penes gerechnet werden, zumal solche nicht nur bei Diplopoden häufig vorkommen, sondern auch unter den Insekten. Ich verweise z. B. auf meinen Dermapteren-Aufsatz in Nr. 665 des Zoolog. Anzeiger 1902, wo das Vorkommen von »zwei Ductus ejaculatorii, zwei Penes und zwei Präputialsäcken, meist auch zwei Virgae« für die Unterordnung Eudermaptera von Wichtigkeit ist[1].

[1] Hinsichtlich Paramerengliederung und Penisduplizität nach Bau und Anlage sei auch verwiesen auf meinen Aufsatz in Nr. 682 des Zool. Anz. 1902: Zur vergl. Morph. d. Coxalorgane u. Genitalanhänge der Tracheaten, S. 60—77.

Tatsächlich kann aber von einer »Naht, die auf eine Verwachsung schließen läßt«, wie es Harnisch S. 79 behauptet, gar nicht die Rede sein. Es handelt sich lediglich um Gegensätze, welche durch größere oder geringere Dicke der Peniswandung hervorgerufen werden und diese entsprechen physiologischen Erfordernissen. Wie wirkliche Nähte aussehen, ersieht man ja zur Genüge in zahlreichen Fällen an verwachsenen Skleriten der Abdominalringe, z. B. an der noch zu besprechenden Abgrenzung des 2. und 3. Sternites.

Hinsichtlich der Zurückführung der Parameren auf ein Sternit hat es sich Harnisch noch bequemer gemacht, d. h. die wirklichen Parameren ignorierte er größtenteils und bezog sich vorwiegend auf solche Formen, bei welchen (wie bei den S. 76 und 77 besprochenen Scolytiden) sie nur noch in Rudimenten erhalten geblieben sind. (Auf die falschen Behauptungen S. 76 gehe ich nicht weiter ein.)

II. Das primitive Abdomen von Silpha und seine Bedeutung für die Auffassung des Hinterleibes der Käfer.

Die Gattung *Silpha* ist schon in meiner Arbeit Nr. 1 ganz kurz und vorläufig besprochen worden. Eine eingehendere Untersuchung ist aber um so dankenswerter, als diese Gattung zu denjenigen gehört, welche als Grundlage für eine vergleichende Untersuchung des Coleopteren-Abdomens ganz besonders geeignet sind. Ich möchte gleich hervorheben, daß das männliche Abdomen nach folgender Formel gebaut ist:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ \overbrace{9,\ 10}.}{(1)\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9.\ —}$$

An primitiven Charakteren seien folgende hervorgehoben:

1. Die primitivste Zahl von acht abdominalen Stigmenpaaren, am 1. bis 8. Ring, ist vorhanden.

2. Die primitivste, d. h. höchste Zahl von Tergiten und Sterniten ist gegeben, die überhaupt bei Coleopteren vorkommt, also 10 Tergite und 8 Sternite, außerdem noch deutliche Rudimente eines weiteren Sternites am 1. Ring.

3. Eine Übereinstimmung beider Geschlechter im Bau des 1. bis 8. Abdominalringes und eine große, wenigstens habituelle Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des 9. Ringes und 10. Tergites.

4. Die starke Entwiklung des außerdem vollkommen einheitlich gebauten zweiten Sternites (Taf. I, Fig. 1—3).

5. Die starke Entwicklung des bei gewöhnlicher Haltung das Ab-

domen äußerlich abschließenden 8. Ringes, der also das primäre Pygidium besitzt[1].

6. kommt vorn am Abdomen und zwar im Bereich des 2. und 3. Sternites, welche das unvollkommene Ventralphragma hinter den Hüften III bilden, kein intercoxaler Fortsatz zustande, obwohl durch Einsenkung nach unten eine Andeutung desselben gegeben ist (Taf. I, Fig. 1 *h*). (Bei den meisten Coleopteren-Familien, z. B. den Chrysomeliden, ist der intercoxale Fortsatz als ein derivates Zeugnis mehr oder weniger breit entwickelt.)

7. haben die männlichen Copulationsorgane noch einen fast vollständig symmetrischen Bau bewahrt und halten auch eine symmetrische Lage ein, sowohl im ein- als auch ausgestülpten Zustand.

8. sind die Parameren kräftig entwickelt und ihre End- oder Hauptglieder haben ein entschieden hohlkörper- und gliedmaßenartiges Gepräge.

9. findet sich am 8. Sternit in beiden Geschlechtern keine Spur eines endoskelettalen Derivates, d. h. ein Bogen oder ein Spiculum ventrale fehlt vollständig.

Über das 2. Sternit der Coleopteren liegen zwar schon zahlreiche Mitteilungen vor, doch sind dieselben alle nur mehr oder weniger knapp gehalten. *Silpha* ist für dieses 2. Sternit ein vortreffliches Objekt. Die Naht zwischen dem 2. und 3. Sternit ist nicht nur durch eine Unterbrechung in der Beborstung, sondern auch durch einen doppelten Nahtstreifen angezeigt (Taf. I, Fig. 1 *ix*), einen schwarzen vorn und einen braunen dahinter. Dazwischen aber befindet sich ein, als umgewandelte, nämlich verdickte Zwischenhaut zu betrachtender, intersternaler Streifen. Besonders deutlich ist diese Grenze im Bereich des intercoxalen Höckers (*h*), indem sie dort das Aussehen eines unvollkommenen, von zwei schwarzen Rändern begleiteten Gelenkes zeigt.

Das Verhalten des 2. Sternites von *Silpha* ist überaus primitiv, denn es verläuft, namentlich auch mit dem Vorderrand, nicht nur einfach quer und ohne jede Einbuchtung für Acetabula der Hüften III, sondern zeigt überhaupt eine schwache Beteiligung am Ventralphragma, d. h. an der vorderen Einsenkung unter die Basis der Hinterhüften. Das 2. Sternit ist bis über die Mitte dicht und ziemlich

[1] Meine zuerst auf S. 134 der Arbeit Nr. 1 betonte Unterscheidung von Pygidium und Pseudopygidium ist von späteren Autoren meines Wissens niemals gebührend berücksichtigt worden.

lang beborstet, in der Mitte, d. h. am intercoxalen Höcker reicht die Beborstung sogar bis zum Vorderrand.

Die Anpassung des 2. und 3. Sternites an die Hinterhüften beschränkt sich also auf die namentlich in der Vorderhälfte merkliche Verdünnung des 2. Sternites, den intercoxalen Höcker und seine seitlichen Abdachungen. Stärker kommt der Höcker zum Ausdruck, wenn man von innen her in seine ziemlich tiefe Höhlung blickt. Die Naht zwischen dem 2. und 3. Sternit gestattet eine nur geringe und mehr federnde Bewegung beider gegeneinander, während die übrigen Sternite durch breite, typische Intersegmentalhäute getrennt werden, die eine beträchtliche Ausdehnung und Zusammenziehung des Hinterleibes ermöglichen.

Hinter dem 3.—6. Sternit ist die Zwischenhaut durch ein prachtvolles, in vorwiegend regelmäßige Reihen gestelltes Mosaik verziert, dessen einzelne Zellen stark pigmentiert sind (Taf. I, Fig. 14). Hinter dem 7. und 8. Sternit dagegen ist die Zwischenhaut glasig und von einfacher Beschaffenheit, ohne Mosaikreihen.

Vor dem 2. Sternit liegt jederseits im Bereich des Ventralphragmas ein dunkles queres Plättchen (Taf. I, Fig. 1), welches den Überrest eines 1. Sternites darstellt, zumal es, wie Taf. I, Fig. 2 anzeigt, durch eine schmale aber unzweideutige Zwischenhaut (*i*) vom 2. Sternit getrennt wird.

Die mit zahllosen Zäpfchen gezierten Pleuralhäute sind neben dem 1. bis 5. Tergit sehr breit, zugleich sind diese Tergite nur seitlich schwach beborstet, im Gegensatz zum 6. bis 8. Tergit, welche bei *S. obscura* L. reichlich beborstet sind. Während am 1. bis 5. Ring die Stigmen mitten in der Pleuralhaut münden, sind sie am 6. bis 8. Tergit in die Seiten dieser selbst gerückt. Neben dem 6. Tergit findet sich noch eine schmale Pleuralhaut, das 7. dagegen ist an das 7. Sternit angepaßt, während der 8. Ring durch eine Verdickungsleiste am Vorderrand von Sternit und Tergit ringartig federnd zusammenhängt und einem abgeplatteten Cylinder vergleichbar ist, welcher durch einen durch die Längsachse gelegten horizontalen Schnitt in zwei gleiche Hälften so weit zerschnitten wurde, daß er nur noch am Vorderrande zusammenhängt. Die Cylinderhälften (oben und unten) sind dann als nach hinten halbmondförmig abgerundete Muscheln vorzustellen. Sie drehen sich von oben nach unten und umgekehrt beim Öffnen des abdominalen Hinterendes angelartig gegeneinander um ihre Vorderecken.

Zwischen dem 1. bis 8. Tergit sind breite, sehr ausdehnungsfähige Zwischenhäute ausgespannt, dicht mit Mosaik verziert, das namentlich

hinter dem 5. und 6. Tergit kräftig entwickelt ist. Im Gegensatz zu den sternalen Zwischenhäuten sind aber hier die einzelnen Feldchen in scharfe Spitzen ausgezogen. Die für die Longitudinalmuskulatur wichtigen Vorderränder der Tergite bilden verdickte Leisten, die am 2. bis 5. Tergit in der Mitte ausgebuchtet sind. Im Gegensatz zum strukturarmen 1. Tergit tragen das 2. bis 5. jederseits eine gedrehte Härchenflur, über deren Bedeutung für die Zusammenfaltung der Flügel ich bereits 1895 auf S. 57 meiner Coccinelliden-Arbeit mich ausgesprochen habe. (Man vgl. auch die beiden folgenden Abschnitte.)

Bei *Silpha obscura* lassen die Elytren zwar nur das 8. oder auch noch 7. Tergit frei. Wenn aber trotzdem auch das 6. Tergit verdickt ist und an sein Sternit gedrängt, so liegt das daran, daß das Abdomen durch verschiedene Umstände weiter vorgetrieben werden kann. Die Sklerite des 8. Ringes sind in beiden Geschlechtern ziemlich ähnlich, jedoch beim Weibchen mehr abgerundet, beim Männchen breiter und hinten mehr abgestutzt. Ein Spiculum ventrale, also Derivat des 8. Sternites, fehlt beiden Geschlechtern vollständig.

Der Bau des 1. bis 8. Abdominalringes ist in allen Einzelheiten vortrefflich den physiologischen Erfordernissen angepaßt. Der 8. Ring bildet sozusagen einen Engpaß, durch welchen der 9. Ring und das 10. Tergit und mit ihnen Enddarm, Geschlechtswege und Copulationsorgane vermittelst des Blutdruckes hervorgepreßt werden. Der 1. bis 6. Abdominalring aber bilden einen Blasebalg, dessen Ausdehnungsfähigkeit einerseits der Alarraum zwischen Elytren und Tergiten garantiert, anderseits die breiten Pleural- und intertergalen Häute. Zieht sich dieser Blasebalg zusammen, dann preßt er eben die genannten Organe durch den Engpaß des 8. Ringes. Die geschilderten Zwischenhäute gestatten ferner eine Ausdehnung des abdominalen Rückens bei der Eireifung oder nach starker Nahrungsaufnahme, besonders aber bei der Atembewegung. Die versteckt liegenden Teile der Abdominalringe bestehen in beiden Geschlechtern aus dem 9. Ring und dem 10. Tergit.

A. Eine eigentliche Legeröhre, wie ich sie für die Vertreter mehrerer Familien, namentlich in den Arbeiten Nr. 4 und 6 nachgewiesen habe, kommt bei den weiblichen Silphen nicht vor. Der 9. Ring ist vollkommen in zwei Hälften zergliedert, eine bei Coleopteren überaus häufige Erscheinung und Anpassung an die legereifen Eier, welche diesen engen Ring zu durchwandern haben. Die Hälften des 9. Tergites, den Hälften halbierter Muschelschalen vergleichbar,

aber noch stärker gekrümmt, drängen sich oben zwischen das rundliche 10. Tergit und den Hinterrand des 8., ohne aber in der Mediane zusammenzustoßen.

Jede der Hälften des 9. Tergites (Taf. I, Fig. 4 und 5) bildet innen eine fast halbkreisförmige Höhlung, in welcher die »Vaginalpalpen«, d. h. die Hälften des 9. Sternites mit den Styli eingefügt sind. Der breite Vordergrund der Hälften des 9. Sternites, die wiederum in zwei hintereinander liegende Abschnitte zerfallen, also der basale untere Vorderrand des Vorderabschnittes bildet eine Leiste, welche sich an das 9. Tergit anlegt und mit diesem ein Gelenk bildet (Taf. I, Fig. 5 *g*). Im unteren Teil der 9. Tergithälfte zieht sich zur Verstärkung der Gelenkstelle ebenfalls eine Leiste nach vorn aus. Außen ragt jede Hälfte des 9. Tergites etwas deckelartig schützend über den Vorderabschnitt des 9. Sternites hinaus.

Der Hinterabschnitt sitzt auf dem Vorderabschnitt und ist durch tiefen Einschnitt stark gegen ihn abgesetzt, außerdem wird seine Basis mit den Seiten des 10. Tergites verbunden. Während sich der gedrungene Vorderabschnitt (Taf. I, Fig. 5, 9.*sa*) des 9. Sternites in das 10. Tergit einsenkt, ragt der Hinterabschnitt fingerartig und die Genitalöffnung flankierend nach hinten heraus. Auf seinem Ende sitzt der reichbeborstete und einige sehr lange Tastborsten tragende Stylus.

Erzeugt man durch Druck auf das Abdomen an einem frisch konservierten Weibchen etwa von *Silpha atrata* eine künstliche Ausstülpung des abdominalen Hinterendes, dann gewinnt man unmittelbar die Überzeugung, daß eine Legeröhre, zu welcher nicht nur Versteifungsstäbe, sondern auch eine Verlängerung der Intersegmentalhaut zwischen 8. und 9. Ring gehören, nicht gegeben ist. Der 9. Ring nebst 10. Tergit kann im äußersten Falle nur so weit ausgestülpt werden, daß sein Grund bis zum äußersten Ende des 8. Ringes reicht. Jedoch wird diese Ausstülpung dadurch verstärkt, daß auch der 8. Ring, dessen Tergit und Sternit sich wie Ober- und Unterkiefer eines Wirbeltierrachens öffnen, gewöhnlich aber zur Hälfte im 7. Ring geborgen sind, ganz aus dem 7. Ring hervorgedrängt werden kann.

Mit Rücksicht auf angeblich zweigliedrige Styli, welche WANDOLLECK bei einigen Käferweibchen beobachtet zu haben glaubte, besprach ich im Zool. Anz. 1902, Nr. 687, S. 74 in einem Aufsatz »Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten« diese Frage und stellte fest, daß das grundwärtige der

beiden vermeintlichen Stylusglieder »eine sekundäre Abschnürung des Endteiles des Stylusträgers« vorstellt, welche ich als Pseudostylus hervorgehoben habe.

Die beiden Abschnitte der Hälften des 9. Sternites der *Silpha*-Weibchen sind zweifellos eine sekundäre Erscheinung. Ob aber der Hinterabschnitt als Pseudostylus bezeichnet werden kann, vermag ich nach *Silpha* allein nicht zu entscheiden. Indessen sei auf S. 541 in Wandollecks Arbeit von 1905 a. a. O. verwiesen, indem seine Abbildungen von *Lagria hirta* bei dieser nicht nur zwei Abschnitte der Hälften des 9. Sternites erkennen lassen, sondern außerdem noch Pseudostylus und Stylus hintereinander. Dies spricht dafür, daß bei *Silpha* von einem Pseudostylus nicht die Rede sein kann.

B. Der 9. Ring der männlichen Silphen, welcher oberflächlich dem der weiblichen ähnelt, zeigt sich bei genauerer Prüfung sehr abweichend gebaut und zwar vor allem durch das vollkommen einheitliche 9. Sternit (Taf. I, Fig. 7 und 8), dessen Verbindung mit den Hälften des 9. Tergites eine nur lose ist, so daß es also nicht zu Gelenkbildungen kommt. Die Beschaffenheit des 9. Tergites und Sternites zeigt aber auch innerhalb der Silphen, d. h. bei verschiedenen Arten, namhafte Unterschiede, die ich wenigstens an zwei Beispielen hervorheben will. Bei *Silpha obscura* (Taf. I, Fig. 7) ist das 9. Sternit stärker entwickelt und reicht nach vorn ungefähr so weit wie die Hälften des 9. Tergites. Es trennt diese vollkommen voneinander, so daß sie also nirgends zur Berührung kommen. Gegen das 10. Tergit sind die Hälften des 9. deutlich abgesetzt.

Bei *Silpha sinuata* dagegen (Taf. I, Fig. 8) ist das 9. Sternit (9.*s*) viel kleiner, die Hälften des 9. Tergites kommen in der Mediane nicht nur zur Berührung, sondern greifen vor jenem sogar etwas übereinander. Das 10. Tergit ist mit den Hälften des 9. Tergites verwachsen, doch wird diese Verwachsung durch einen tiefen Einschnitt jederseits deutlich bekundet. Vor dem 9. Sternit liegt bei allen Silphen eine endoskelettale Gabel (Taf. I, Fig. 7 und 8 *bo*), welche man nach ihrer ventralen Lage auf das 9. Sternit zu beziehen geneigt sein könnte. Da es bei diesen endoskelettalen Stäben jedoch weniger auf die Lage als auf den Ausgangspunkt, als Zeugen der Entstehungsweise, ankommt, dieser Ausgangspunkt sich aber stets am Vorderrand der Hälften des 9. Tergites befindet, so muß auch die Gabel als ein Derivat des 9. Tergites betrachtet werden. Hiermit hängt auch die Zweiteilung der Gabel zusammen, welche ebenfalls je nach den Arten mehr oder weniger zum Ausdruck kommt, d. h. vorn berühren sich die Gabel-

hälften entweder nur mit den Enden (Taf. I, Fig. 8) oder sie sind bis zur Mitte zusammengepreßt (Taf. I, Fig. 7).

C. Die männlichen Copulationsorgane der Silphen lassen die beiden Hauptbestandteile derselben, deren durchgreifende Unterscheidung wegen der außerordentlich mannigfaltigen Ausprägung erhebliche Schwierigkeiten verursachte, sehr deutlich hervortreten, also die Parameren und den Penis. Durch meine in den oben zitierten Arbeiten durchgeführten vergleichenden Untersuchungen habe ich den Beweis erbracht, daß die Parameren in zahlreichen Familien aus zwei, durch Gelenke oder Nähte, oder beides gegeneinander abgesetzten Abschnitten bestehen, die ich als Basalplatten und Parameren im engeren Sinne unterschieden habe. Da es durchaus notwendig ist die ganzen Parameren von ihren Endabschnitten, welche zugleich meistens die hauptsächlichen Teile derselben vorstellen, zu unterscheiden, so bezeichne ich letztere nunmehr als Paramerite.

Parameren = Basalplatten + Paramerite (Grund- und Endglieder). Taf. I, Fig. 6, welche uns den von oben her dargestellten Copulationsapparat von *Silpha obscura* vorführt, zeigt zugleich, daß derselbe im wesentlichen symmetrisch gebaut ist. Dieser Silphen-Apparat gibt ferner ein ziemlich gutes Bild für dasjenige Verhältnis von Penis und Parameren, was ich auf Grund meiner vergleichenden Studien als primär-primitives betrachten muß, wobei nur hinsichtlich der Schwäche der Basalplatte eine Einschränkung zu machen ist. Wie in Taf. I, Fig. 3 angedeutet wurde, ist der Copulationsapparat gerade nach hinten gestreckt, krümmt sich aber mit seinen Hinterenden etwas nach unten. Der Penis wird von den Parameriten flankiert und zwar teils seitlich teils unten umfaßt. Durch Präparation mit feiner Nadel kann man sich leicht überzeugen, daß der Penis zwar an seinem Grunde mit den Parameren verwachsen ist, daß diese Verwachsung aber nur häutiger Natur ist, so daß man ihn aus jenen wie aus einer Rinne herausheben kann. Taf. I, Fig. 10 zeigt uns die also isolierten Parameren von oben her. Erst an ihnen wird die größtenteils vom Penis bedeckte (und daher auch 1893 in meiner kurzen vorläufigen Beschreibung nicht erwähnte) mondsichelförmige und einheitliche Basalplatte sichtbar (*ba*), welche wie eine kurze, krumme Feder die beiden Paramerite verbindet. An diesen lassen sich wieder zwei Abschnitte unterscheiden, welche jedoch nicht als Glieder betrachtet werden können, sondern durch die Anpassung des Penis an die Paramerite hervorgerufen werden. Der Hinterabschnitt (Taf. I, Fig. 6, 9 und 10 *pa* 2) ist vollkommen hohlkörper-

artig-gliedförmig und ragt als leicht gebogener Finger jederseits weit über den Penis hinaus. Die Absetzung des Hinterabschnittes gegen den Vorderabschnitt ist eine doppelte, eine innere und äußere, beide schräg verlaufend.

Die innere Absetzung (Taf. I, Fig. 10 *a*) wird erzeugt durch das Hinterende der rinnenartigen Einsenkung des Penis in die Paramerite, während die äußere durch eine schräge Furche gebildet wird.

In Taf. I, Fig. 6 sehen wir noch eine hufeisenförmige Spange (*ar*), welche gelenkig gegen das Vorderende der Parameren abgesetzt ist, im übrigen aber den Penis oder vielmehr seine vordere Fortsetzung dorsal umfaßt. Sie liegt in der Genitalhaut, d. h. in jener Haut, welche als Einstülpung in das Hinterende des Abdomens, den 9. Ring mit den Copulationsorganen verbindet. Diese als Paramerenbogen zu bezeichnende Versteifung der Genitalhaut ist auch im ausgestülpten Zustande (Taf. I, Fig. 3 *ar*) zu erkennen, übrigens schon 1893 in meiner Fig. 147 (*VR*) für *Silpha thoracica* angegeben worden. Die Verbindung mit dem Basalplattenbogen liegt ventro-lateral, während sich der eigentliche Bogen dorsal über dem Präputialsack erstreckt. Während er bei *Silpha thoracica* und *obscura* gut entwickelt ist, habe ich ihn bei der kleineren *Silpha sinuata* vermißt. Die Copulationsorgane besitzen ein kräftiges Tracheensystem, d. h. starke Stämme versorgen nicht nur den Penis, sondern es verlaufen auch zwei kräftige Rohre in jedem Paramerit.

Der Penis reicht in seiner natürlichen Lage zwischen den Parameriten nach vorn ungefähr bis zur Basalplatte, ist hinten stärker und vorn schwächer verjüngt, seine Wandung von zahlreichen Porenkanälen durchsetzt und zwar einer Gruppe größerer mit sehr kurzen Sinnesbörstchen besetzter neben der Präputialsackmündung (Taf. I, Fig. 9 *y*), während dorso-lateral sich jederseits eine lange Bahn von Poren hinzieht, welche wahrscheinlich Drüsen angehören, die einen öligen Stoff absondern.

Die Präputialsackmündung bemerkt man dorsal vor dem Penisende als einen länglichen Schlitz. Bei *Silpha sinuata* ist der hinterste, zwischen den Parameritenenden frei vorschauende Penisabschnitt (Taf. I, Fig. 9 *y*) durch eine deutliche Naht (*x*) abgesetzt, aber nur dorsal. Der sich hieraus ergebende Vorteil liegt offenbar darin, daß sich die Endläppchen des Penis neben der Präputialsackmündung leichter drehen bei dessen Ausstülpung und bei der Einstülpung sich über den Spalt etwas wegschieben und die Mündung dadurch besser schützen.

In eingestülptem Zustande reicht der Präputialsack von *Silpha* nach vorn etwas über den Paramerenbogen hinaus. Man bemerkt aber noch eine große glasige, ein wenig unsymmetrische Platte, welche nach vorn weit über den Paramerenbogen herausreicht. Da sie für Rückzieher des Präputialsackvorderendes bestimmt ist, nenne ich sie Retractorenplatte. Erst nach Trennung von Parameren und Penis erkennt man einen Penisfortsatz (Taf. I, Fig. 6 *pr*), welcher ventral von den Parameren sich nach vorn erstreckt (Taf. I, Fig. 13 *pr*) und zur Versteifung der Retractorenplatte dient, die an ihm wie der Löffel an seinem Stiel befestigt ist (*lo*).

In den langgestreckten, noch weit nach vorn über Penis und Parameren hinausreichenden Präputialsack tritt vorn der Ductus ejaculatorius ein (Taf. I, Fig. 6 und 12 *de*). Schon an der Färbung kann man zwei bis drei Abschnitte des Präputialsackes leicht unterscheiden. Bei *Silpha sinuata* handelt es sich um zwei Abschnitte, einen längeren und blasseren Vorder- und einen kürzeren, dunkleren Hinterabschnitt. Die Wand ist überall im Vorderabschnitt mit kleinen Erhebungen in dichter Anordnung besetzt (Taf. I, Fig. 12) und zwar sind sie bald knötchen-, bald zäpfchen-, bald spitzenförmig. Die Größe der Erhebungen nimmt im Hinterabschnitt bedeutend zu und zwar sind es besonders zwei durch ihre dunkle Färbung auffallende Längsfelder, welche aus einer dicht gedrängten Masse dünnerer oder dickerer und mehr oder weniger gebogener Stachelspitzen bestehen (Taf. I, Fig. 12 *b*).

Bei *Silpha obscura* dagegen sind deutlich drei Abschnitte des Präputialsackes unterscheidbar, und zwar ist hier umgekehrt der helle Vorderabschnitt viel kürzer als der dunklere. Der Gegensatz in kürzeren und längeren Spitzen ist übrigens derselbe. Als dritter, hinterster Abschnitt aber kommt ein unpaarer Wulst (Taf. I, Fig. 6 *prp*) dicht vor der Präputialsackmündung in Betracht, welcher aus unregelmäßig gereihten, haifischzahnartigen Spitzen besteht und ziemlich scharf abgesetzt ist (Taf. I, Fig. 11). Von einer Virgabildung ist nichts zu sehen.

III. Über das Abdomen einiger Carabiden (Cicindeliden).

Zur ersten Orientierung über diese Familie und ihre nächsten Verwandten verweise ich wieder auf meine Aufsätze Nr. 1—3. Im Vergleich mit der soeben besprochenen Gattung *Silpha* gelangen wir in der phylogenetischen Folge auf eine höhere Stufe, d. h. die Carabiden

sind im Vergleich mit jenen erheblich mehr abgeleitet, wie schon folgende Formel für beide Geschlechter andeutet:

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, (10)
— 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9. —

An derivaten Charakteren gegenüber *Silpha* nenne ich folgende:

1. Das 2. bis 4. Sternit sind in einen festen Verband getreten.

2. Die abdominale Basis hat sich unten stark an den Metathorax angepaßt, indem ein intercoxaler Fortsatz zwischen den Hinterhüften herausragt und das 2. sowie 3. Sternit an der Bildung von Acetabula für jene teilnehmen.

3. Der 8. Abdominalring hat seine primäre Rolle aufgegeben, was ganz besonders in der Bergung des 8. Sternites zum Ausdruck kommt, während das 7. Sternit als eine große Halbschüssel entwickelt ist.

4. ist am 8. Sternit der Männchen ein Bogen als inneres Derivat desselben entwickelt, während dieses Sternit selbst in beiden Geschlechtern in zwei Hälften abgesetzt wurde.

5. sind die weiblichen Styli in Graborgane umgewandelt.

6. haben die männlichen Copulationsorgane eine stark asymmetrische Verlagerung erfahren, wodurch namentlich die Parameren auch gestaltlich asymmetrisch geworden sind, nach rechts herübergeneigt, während das Penisende nach links gekrümmt ist.

7. Infolge der Asymmetrie der Copulationsorgane hat dieselbe sich auch an dem vom 9. Tergit aus entstandenen hinteren Bogen und dem von diesem umfaßten 9. Sternit eingestellt.

Das 2. und 3. Abdominalsternit.

(Abdominale Drehung und Atembewegung.)

Einer der hervorragendsten Charaktere der Adephagen (oder *Caraboidea*) betrifft die Verwachsung des 2. bis 4. Abdominalsternites zu einer großen muscheligen Mulde. Man sollte meinen, daß über einen so wichtigen Charakter besondere Klarheit herrschte, aber das ist durchaus nicht der Fall. In seinem Handbuch »Die Käfer von Mitteleuropa«, Wien 1892, Bd. I, sagt Ganglbauer auf S. 9: »Das erste Ventralsegment (gemeint ist das 2. Sternit!) ist von den Hinterhüften völlig durchsetzt und in zwei seitliche Abschnitte geteilt.« H. J. Kolbe schreibt in seinen vergl. morphologischen Untersuchungen an Coleopteren, Festschrift für v. Martens, April 1901, S. 117: »In der Abteilung der Adephagen ist das 1. ventrale Halbsegment, also das zum 2. Abdominalringe gehörige, äußerlich sichtbar und nur durch die Hinter-

hüften unterbrochen, es entspricht in seinem Aussehen vollkommen (!) den folgenden Ventralsegmenten.« Irgend etwas Genaueres habe ich in der Literatur weder über das 2. Sternit, noch über den intercoxalen Fortsatz der Adephagen finden können, daher über diese wichtigen Verhältnisse noch die größte Unklarheit herrscht.

In seinem Handbuche »Einführung in die Kenntnis der Insekten«, Berlin 1891, S. 309, sagt KOLBE: »Es ist wichtig, darauf hinzuweisen, daß der dreieckig zwischen die Hinterhüften vorgeschobene erste sichtbare Bauchhalbring (gemeint ist das 3. Sternit) mancher Käfer z. B. Cerambyciden ursprünglich nicht zu diesem Segment gehörte.« Wie die beigegebenen Fig. 202 und 203 KOLBES (nach einer *Plocaederus sp.*) vermuten lassen, hat er mit diesen Worten, in denen es statt »erster sichtbarer Bauchhalbring« hätte heißen sollen — Fortsatz des 3. Sternites, — offenbar gemeint, daß dieser Fortsatz nicht vom 3., sondern vom 1. und 2. Sternit gebildet werde. Der betreffende Cerambycide ist mir unbekannt und KOLBES Fig. 203 zu schematisch, um mir ein Urteil bilden zu können. Das Gesagte bezeugt aber zur Genüge, daß es nach dieser Richtung weiterer Forschungen bedarf.

Die Verwachsung des 2. bis 4. Sternites der Adephagen ist also längst allgemein bekannt geworden, nicht bekannt ist dagegen, daß

1. das äußerlich zweiteilige 2. Sternit in Wirklichkeit doch entschieden einheitlich geblieben ist und

2. die Grenze zwischen dem 2. und 3. Sternit viel stärker ausgeprägt ist als diejenige zwischen dem 3. und 4. Sternit und zwar namentlich dadurch, daß sich hinter dem 2. Sternit eine Muskelleiste für die Longitudinalmuskulatur vorfindet, während hinter dem 3. Sternit dieselbe überflüssig geworden und daher erloschen ist. —

Man kann sich an vielen Carabiden mit der Lupe leicht davon überzeugen, daß die Verwachsung des 2. bis 4. Sternites in der Mitte am vollkommensten durchgeführt ist, die Nähte daher äußerlich mehr oder weniger vollständig verschwunden sind. Dies erklärt sich daraus, daß das Gewicht des Abdomens dieses herabzieht und mithin um seine Basis nach unten bis zur Unterlage drehen würde, wenn nicht durch die Verdickung des 2. bis 7. Sternites das Abdomen eine Verfestigung erhalten hätte, die es ihm ermöglicht mit der Unterfläche hinten sogar nach oben anzusteigen. Die Last des Hinterleibes drückt aber am meisten auf den Vorderrand der an den Thorax angrenzenden Sternite und hat dieselben also schon aus mechanischen Gründen zur Anpassung an Metasternum und Hinterhüften gezwungen. Ventralphragma und intercoxaler Fort-

satz sind der Ausdruck dieser Anpassung. Durch beide Einrichtungen preßt sich das Abdomen so genau an Metasternum und Hinterhüften an, daß eine Verschiebung der abdominalen Basis nach den Seiten unmöglich geworden ist. Da nun die Sternite stets gewölbt sind, erfährt die Mitte des dritten den stärksten Druck, bedarf also der höchsten Festigkeit, die eben neben der Dicke der Wandung in dem äußerlichen Erlöschen der Nähte zum Ausdruck kommt.

Ein ausgezeichnetes Beispiel für die Einheitlichkeit des 2. Sternites und zugleich für die Zusammensetzung des intercoxalen Fortsatzes (processus abdominalis) aus Bestandteilen zweier Sternite ist *Aptinus bombarda* (Taf. I, Fig. 15). Diese Form bietet ferner dadurch einen primitiven Zustand, daß der vordere Abschnitt des intercoxalen Fortsatzes, welcher durch den mittleren Teil der Muskelleiste (Taf. I, Fig. 16 *mlx*) scharf abgesetzt wird und von innen (oben) als ein fast gleichseitiges Dreieck erscheint, mit der Leibeshöhle in weitem Zusammenhang steht (*tri*).

Von außen betrachtet ist die Absetzung des vorderen Abschnittes des intercoxalen Fortsatzes nur als eine schwache Querfurche zu erkennen, die überhaupt nicht immer deutlich wird, wie auch der mittlere Teil der Grenze zwischen 3. und 4. Sternit durch Querfurche nur undeutlich angezeigt ist, obwohl auch diese Grenze im Innern in ganzer Breite deutlich sichtbar wird (Taf. I, Fig. 15). Die Sternite sind jedoch so weit durchsichtig, daß man, wie in Taf. I, Fig. 15 und 19 *pr* durch dunkle Felder angezeigt wurde, den breiten Außenlappen des vorderen Abschnittes durchschimmern sieht. Die großen Seitenteile des 2. Sternites, durch die tiefe Hinterhüftenbucht getrennt, sind durch einen noch ziemlich breiten, dem Ventralphragma zugehörigen Mittelstreifen verbunden.

Das Ventralphragma besteht im wesentlichen aus dem sternalen Anteil der beiden Acetabula und dem sie verbindenden Mittelstreifen. Entsprechend dem weit nach unten herausragenden Processus intercoxalis sind die nach oben gewölbten Acetabula ins Innere gebuchtet. Die Muskelleiste teilt nicht nur das Innere des intercoxalen Fortsatzes, sondern auch die sternalen Hüftpfannen in zwei Abschnitte, deren vorderer (Taf. I, Fig. 16 *ac* 1) dem 2. und deren hinterer (*ac* 2) dem 3. Sternit angehört. Die beiden Hinterhüften drücken von außen auf den intercoxalen Fortsatz, namentlich aber das Abdomen selbst, weniger durch seine Last als durch den Zug der großen Längsmuskeln. Der intercoxale Fortsatz bedarf daher einer besonderen Verfestigung, die ihm geboten wird teils durch seitliche, leistenartige

Verdickungen (*l*), kurz Seitenleisten zu nennen, die vorn unter einem rechten Winkel zusammenstoßen, teils dadurch, daß die Muskelleiste im Bereich des inneren intercoxalen Dreiecks besonders verbreitert ist und zwischen den Seitenleisten quer ausgespannt. Die Muskelleiste von *Aptinus bombarda* streicht also in ziemlicher Stärke quer über die Acetabula weg, senkt sich dann aber beträchtlich herab in die Höhlung des intercoxalen Fortsatzes. Außerhalb der Gelenkpfannen nimmt die Muskelleiste schnell an Stärke ab und hört hinter der Mitte der Seitenteile des 2. Sternites vollständig auf.

Interessant ist ein Vergleich der geschilderten Verhältnisse mit solchen bei andern Carabiden, z. B. bei *Platynus dorsalis* (Taf. I, Fig. 18). Hier ist das 2. Sternit wirklich »von den Hinterhüften völlig durchsetzt«, wie GANGLBAUER sich ausdrückte, d. h. aber, daß der die Seitenteile bei *Aptinus* verbindende Mittelstreifen bei *Platynus* erloschen ist, so daß die Hüftpfannen nur noch durch phragmatische Teile des 3. Sternites gebildet werden. Die Muskelleiste dagegen ist im ganzen stärker ausgebildet und reicht bis zu den äußersten Sternitseiten in ziemlich gleichmäßiger Stärke. Durch diese Muskelleiste (Taf. I, Fig. 18 *ml*) bleiben also die Seitenteile des 2. Sternites immer noch verbunden, abgesehen von der zarten Zwischenhaut. Am bemerkenswertesten ist das wesentlich abweichende Verhalten des Processus intercoxalis. Auch hier gehört das vorderste Stück desselben zum 2. Sternit, so daß dieses also aus drei, nur mittelst der Muskelleiste zusammenhängenden Teilen besteht. Das Vorderstück des intercoxalen Fortsatzes ist hier erheblich kleiner und knopfartig, aber trotzdem auch außen durch eine deutliche Quernaht abgesetzt. Innen dagegen ist dieser Knopf völlig geschlossen, indem sich die Muskelleiste über ihn hinzieht und keine Verbindung mit der Leibeshöhle mehr zu erkennen ist (Taf. I, Fig. 19 *ml*). Eine Verfestigung erhält der Bauchfortsatz auch bei *Platynus dorsalis* durch Seitenleisten (*l*), die wieder vorn im Winkel zusammenstoßen und sich durch ihre dunkle Pigmentierung abheben. Da die Muskelleiste gleich oberhalb des Knopfes des Bauchfortsatzes vorbeistreicht, ohne sich in die Höhlung des letzteren einzusenken, so streicht in derselben eine kleine Querleiste (Taf. I, Fig. 19 *q*) zwischen den Seitenleisten und hinter der Muskelleiste.

Als einen dritten Fall der Ausprägung des Bauchfortsatzes nenne ich *Carabus cancellatus* Ill. Im ganzen genommen schließt sich diese Form mehr an *Platynus* an, so namentlich in der äußerlich deutlich erkennbaren Naht des Knopfes (Taf. II, Fig. 23 *su*), der Verbindung

der Querleiste mit ihm und besonders darin, daß der Knopf oben geschlossen ist. Der Knopf des Bauchfortsatzes von *Carabus* ist jedoch nicht nur verhältnismäßig kräftiger, sondern auch von abweichender Gestalt, indem er vorn eine tiefe Einsattelung besitzt, durch welche zwei seitliche, abgerundete Höcker gebildet werden. Sowohl diese Höcker an sich als auch die feine in Taf. II, Fig. 24 angedeutete warzige Struktur der Oberfläche derselben zeigt uns an, daß das Vorderende des Knopfes am Bauchfortsatz die Rolle eines Gelenkes spielt. Oben betonte ich bereits, daß der feste Anschluß des Abdomens an den Thorax seitliche Drehungen der vordersten Sternite ausschließt, auch sitzt die untere Abdominalbasis bei den einzelnen Coleopteren-Arten hinter dem Metasternum mehr oder weniger fest eingefügt, wie man durch den Versuch leicht feststellen kann. Drückt man von unten so gegen das Abdomen, daß es sich nach oben drehen muß, dann drehen sich bei den Carabiciden oft nur die hinteren Sternite, während in andern Fällen das ganze Abdomen gedreht wird, so daß also der Processus intercoxalis aus seinem Lager heraustritt. Niemals habe ich eine eigentliche Anwachsung desselben an das Metasternum beobachtet, vielmehr kann man bei stärkerem Druck den Bauchfortsatz immer zwischen den Hinterhüften hervortreten lassen, auch wenn das bei schwachem Druck nicht einzutreten schien. Mag er aber nun sich leichter oder schwerer herausdrehen lassen, immer kommt eine wenn auch geringfügige Verschiebung des Processus intercoxalis in Betracht, wenn durch die Rumpflängsmuskulatur die erforderliche Zugkraft ausgeübt wird.

Höchst bedeutsam für die Beurteilung des Bauchfortsatzes und seiner Drehbarkeit um den vorn abgesetzten Knopf ist die abdominale Atembewegung. Aus meinen schon seit längerer Zeit auf diese Frage gerichteten Beobachtungen sei folgendes erwähnt: Bei einem Cerambyciden, *Prionus coriarius*, welcher mit dem ganzen Abdomen Atembewegungen ausführt, sah ich deutlich, daß auch das 3. Sternit bewegt wird und mit ihm der Processus intercoxalis sich zwischen den Hüften III hin und her bewegt.

Unter den Carabiden kommt abdominale Atembewegung sowohl bei geflügelten als auch ungeflügelten Arten vor. Bei *Pterostichus oblongopunctatus* werden die Atembewegungen hauptsächlich von den Tergiten, aber in geringerem Grade auch von den Sterniten ausgeführt, wobei die Hinterhälfte des Abdomens nach unten nickende Bewegungen vollführt. Die eigentliche pumpende

Atmungsbewegung geschieht dadurch, daß zuerst die vorderen und dann die hinteren Tergite kräftig nach unten pressen. Da aber die gesamte abdominale Atembewegung eine leichte Drehung des Abdomens gegen den Thorax bewirkt, so folgt, daß der Bauchfortsatz mit seinem Knopf den Zapfen bildet, um welchen sich die untere Abdominalbasis gelenkig bewegt. Zwar konnte ich unmittelbar nur an den oberen seitlichen Teilen des 2. und 3. Sternites, welche der Zug der Tergite trifft, die Beteiligung an der Atembewegung wahrnehmen; da aber das 2. und 3. Sternit ein einheitliches Gebilde vorstellen, muß diese Bewegung auch den Processus intercoxalis treffen. —

Bei *Carabus* bildet das 2. bis 7. Sternit einen besonders kräftigen Bauchnapf und dementsprechend sind auch die Seitenleisten (*l*) der Höhlung des Bauchfortsatzes (*fo*) stark entwickelt und bilden einen kräftigen Knoten (*k*), welcher sie mit dem Knopf und der Mitte der Muskelleiste verbindet. Letztere enthält jederseits einige säulchenartige Verstärkungen. Die Seitenteile des 2. Sternites werden bei *Carabus* durch einen schmalen, gegen den Knopf breiter werdenden Mittelstreifen (Taf. II, Fig. 23 *ac* 1) verbunden. Eine der beiden Seitenleisten (und zwar sah ich es an der rechten) ist nach hinten verlängert, entweder bis zum Hinterrand des 3. oder noch ins Gebiet des 4. Sternites.

Von sonstigen Carabiden möge noch folgendes erwähnt werden: *Chlaenius spoliatus* Rossi schließt sich in der Hauptsache an *Carabus* an, aber der Knopf besitzt drei Zäpfchen, nämlich außer den seitlichen noch einen mittleren und alle ohne Wärzchenstruktur. Der Mittelstreifen ist sehr schmal. Eine der Seitenleisten (und zwar entweder links oder rechts) ist nach hinten über das 3. und 4. Sternit bis gegen den Hinterrand des letzteren fortgesetzt, auch ein Ausdruck der Verbindung des 2. bis 4. Sternites.

Molops elatus F. verhält sich *Platynus* ähnlich, doch führt von oben vor der Muskelleiste im Bereich des hier verbreiterten, aber im übrigen recht schmalen Mittelstreifens eine große rundliche Öffnung ins Innere des Knopfes, welcher vorn abgerundet, seitlich durch Einbuchtungen und äußerlich durch Naht deutlich abgesetzt ist. Eine kurze Querleiste ist zwischen der Muskelleiste und zwischen den Längsleisten ausgespannt.

Pterostichus metallicus F. schließt sich *Molops* an, aber der Mittelstreifen ist breiter und in der Mitte an den Knopf ohne besondere Auszeichnung angeschlossen. Vor der Mitte der Muskelleiste führt

in den äußerlich nur undeutlich abgesetzten Knopf eine schlitzartige, quere Öffnung. Bei dem sonst ähnlichen *Pterostichus oblongopunctatus* F. ist der schmale Mittelstreifen auch in der Mitte nicht verbreitert. Trotzdem führt vor der Mitte der Muskelleiste ein schmaler Querschlitz nach unten, welcher in die längliche Höhlung des Knopfes übergeht, was aber nicht bei allen Individuen leicht zu erkennen ist.

Das Vorkommen einer Öffnung oder eines Querschlitzes vor der Mitte der Muskelleiste bei *Molops* und *Pterostichus* ist ein wichtiges weiteres Zeugnis für die Zusammensetzung des Bauchfortsatzes aus Abschnitten des 2. und 3. Sternites. Gleichzeitig haben wir hier eine interessante Vermittelung zwischen *Aptinus* (Taf. I, Fig. 15 und 16) einerseits, wo der vordere Abschnitt des Bauchfortsatzes breit mit der Leibeshöhle zusammenhängt, und mit *Platynus* anderseits, wo dieser Zusammenhang erloschen ist. Bei *Molops* und *Pterostichus* ist der Zusammenhang auch schon stark eingeengt oder undeutlich geworden, aber der phylogenetische Zusammenhang wird gerade durch diese Fälle verdeutlicht. Es besteht die Neigung zu einer allmählichen Unterdrückung des vorderen, dem 2. Sternit angehörigen Abschnittes des Bauchfortsatzes.

Als Beispiel einer abgeleiteteren Adephagen-Gattung erwähne ich *Paussus*, von welchem Escherich (Zur Anatomie und Biologie des *Paussus turcicus*) 1898 (Habilitationsschrift) »bezüglich der 1. Ventralplatte« (womit das Synsternit 2—4 gemeint ist) angibt, »daß die Verschmelzung der sie bildenden Sterniten vollkommener als bei den übrigen Familien der Caraboidea ist«. Im allgemeinen kann ich das bestätigen; wenn er jedoch hinzufügt, daß bei *Paussus* »jede Sutur geschwunden ist«, so muß ich demgegenüber feststellen, daß der große Bauchfortsatz in seinem spitzdreieckigen Vorderteil auch bei *Paussus* als aus Bestandteilen des 2. und 3. Sternites zusammengesetzt, leicht erweislich ist. Die Spitze des Processus abdominalis ist nämlich nicht nur äußerlich durch Querfurche abgesetzt, sondern es findet sich ihr entsprechend auch innen die quere Muskelleiste, welche den vordersten Teil des Bauchfortsatzes als ein gegen die Leibeshöhle völlig offenes Dreieck abgrenzt. Eine feine Nahtfortsetzung der Leiste zieht über die Acetabula und teilt diese in zwei Abschnitte; weiter nach außen hin verliert sich diese Naht.

Beziehungen zwischen Flügeln und Tergiten.

Im Abschnitt über *Silpha* ist oben bereits kurz der bei dieser Gattung am 2. bis 5. Tergit auftretenden Härchenfluren gedacht worden.

Im Gegensatz dazu kommen diese Haarfelder bei zahlreichen Carabiden am 1., 6. und 7. Tergit vor, was wenigstens teilweise mit der verschiedenen Länge der Elytren zusammenhängt.

Die Haarfelder besprach ich in meiner Coccinelliden-Arbeit 1895, S. 57, und wies auf ihre physiologische Bedeutung hin für die Zusammenfaltung der Flügel. Desgleichen erwähnte ich sie auf S. 258 meiner Endomychiden-Arbeit und im Scolytiden-Aufsatz auf S. 135. Meines Wissens sind weder vor noch nach meinen Untersuchungen von 1893—96 die Haarfelder berücksichtigt worden, was um so bedauerlicher ist, als wir hier ein Gebiet interessanter Beziehungen zwischen Bau und Leben vor uns haben.

Bekanntlich verhalten sich die Carabiden hinsichtlich der Ausbildung ihrer Flügel außerordentlich verschieden, d. h. es gibt einerseits zahlreiche Formen mit wohlausgebildeten Flügeln, die sich auch als Flieger erwiesen haben, anderseits Arten, welche kaum noch eine Spur von Flügeln erkennen lassen, dazwischen andre mit mehr oder weniger verkürzten Flügeln. Die Carabiden sind also vortrefflich dazu geeignet, um eine Probe darauf zu machen, ob meine Erklärung der Haarfelder als für die Zusammenlegung der Flügel bedeutsam, richtig ist. —

Es wurden aber von mir mikroskopisch genau untersucht

a) an geflügelten Formen: *Chlaenius spoliatus*, *Platynus dorsalis* und *Pterostichus oblongopunctatus*, außerdem *Paussus turcicus*,

b) an ungeflügelten Formen: *Carabus granulatus* und *cancellatus*, *Aptinus bombarda*, *Molops elatus*, *Pterostichus metallicus*.

Das Ergebnis ist die vollkommenste Bestätigung meiner Anschauung, d. h. alle geflügelten Formen besitzen am 1., 6. und 7. Tergit Haarfelder (areae pilosae), während sie sämtlichen ungeflügelten Formen vollkommen fehlen.

Wir müssen aber bei Carabiden zwischen zweierlei Haarfeldern unterscheiden, nämlich

1. den als Antagonisten der Elytrenspitze wirkenden Haarfeldern des 7. Tergites, welche man schon mit der Lupe bei *Chlaenius spoliatus* als zwei samtschwarze, von dem übrigen glänzenden Tergit durch ihren matt seidigen Schiller sich auffallend absetzende Bezirke leicht erkennen kann. Sie bestehen ausschließlich aus Härchen, welche mit der Spitze nach hinten gerichtet sind. Zieht der *Chlaenius* seine Flügel ein, dann drückt er mit dem Hinterleibsende nach oben, und diese Haarfelder den Hinterenden der Elytren entgegenwirkend drehen

die Flügel um ihr Gelenk, so daß sie dann unter die Decken gelangen.

2. haben die Haarfelder am 1. und 6. Tergit mitzuwirken, daß die also eingedrehten Flügel vollkommen zur erforderlichen Faltung gelangen, und zwar unterstützen die Haarfelder des 1. Tergites

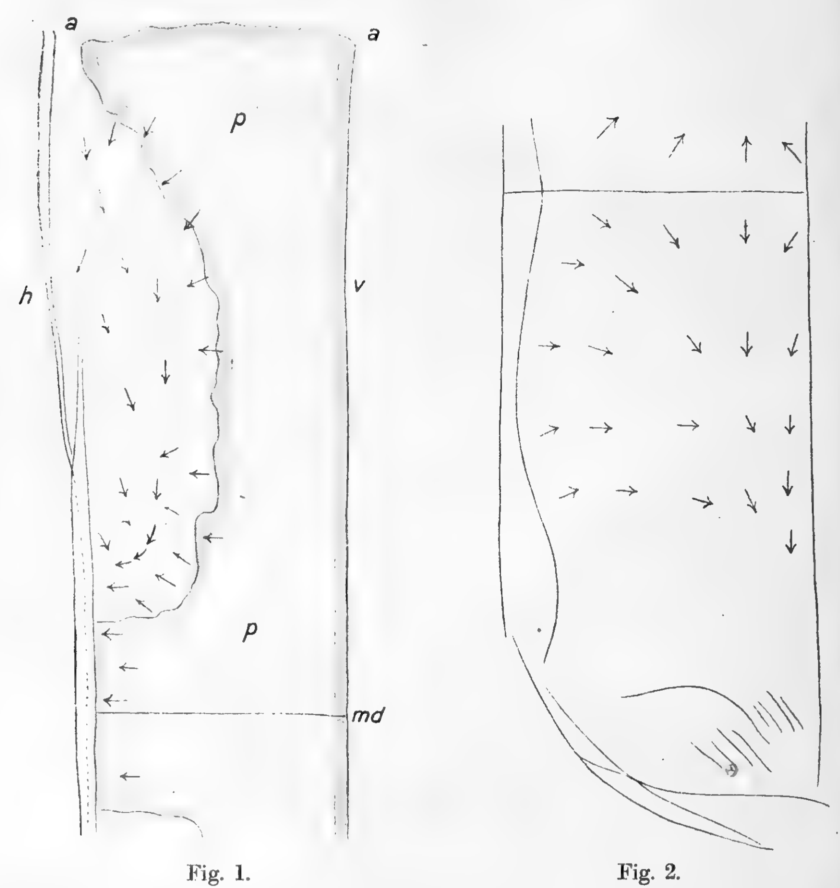


Fig. 1. Fig. 2.

Chlaenius spoliatus Rossi. Fig. 1 das 6. Tergit (linke Hälfte) von oben gesehen. — Fig. 2 das 1. Tergit (linke Hälfte) ebenso. × 56. *md*, Medianlinie; *v*, Vorder-, *h*, Hinter-, *a*, Außenrand; *p*, pigmentiertes Gebiet. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher sich die Haarspitzchen erstrecken.

das Einfalten der Analfelder, während die Haarfelder des 6. Tergites, welche den großen Flügelgelenken benachbart liegen, das Einlegen der Spitzenteile der Flügel fördern. Höchst charakteristisch ist in den Haarfeldern des 1. und 6. Tergites die Anordnung der Härchen. Ich habe dieselben in Textfig. 1 und 2

durch Pfeile kenntlich gemacht, da es unmöglich ist, die zahllosen Härchen genau bildlich darzustellen. Bei *Chlaenius spoliatus* ist die Anordnung der Härchen, welche sich größtenteils in unpigmentierten und daher schon für das unbewaffnete Auge vom übrigen pigmentierten Tergit (Textfig. 1 *pp*) lebhaft abstechenden, hellen Haarfeldern befinden, am 6. Tergit besonders bezeichnend. Während nämlich die Härchen in der Tergitmitte nach hinten und am Rande des pigmentierten Gebietes radial gegen die Mitte des unpigmentierten, aber auch vorwiegend nach hinten gerichtet sind, wenden sie sich im unpigmentierten Gebiet vorwiegend nach innen, bis im innersten Teil desselben eine wirbelartige Drehungsstelle zustande kommt. Daher bemerkt man hier im inneren Teile zahlreiche Härchen entgegengesetzter Richtung, nämlich schräg von hinten nach vorn und von vorn nach hinten. Solche entgegengesetzte Richtung von Härchengruppen habe ich schon von den Coccinelliden nachgewiesen, wo sie noch schärfer zutage tritt, indem sich dort am 5. und 6. Tergit »jederseits zwei Haarfelder« vorfinden, welche »infolge ihrer entgegengesetzt gerichteten Stachelhaare auch entgegengesetzt wirken«. In beiden Familien drücken also die zahllosen Härchen verschiedener Richtung der Spitzen, zwei entgegengesetzt streichenden Bürsten vergleichbar, den eingedrehten und zwischen Hinterleib und Elytren gefaßten Spitzenteil der Flügel vollkommen in die Ruhelage nach oben.

Die Haarfelder des 1. Tergites sind insofern einfacher als entgegengesetzte Gruppen nicht vorhanden; vielmehr sind, wie Textfig. 2 andeutet, alle Härchen teils nach hinten, teils nach außen gerichtet. In der Mediane stoßen die beiden Haarfelder zusammen, und hier sind alle paramedianen Härchen entgegengesetzt gerichtet.

Bei *Platynus dorsalis* fand ich im wesentlichen dasselbe, nur sind am 1. und 6. Tergit die Haarfelder weniger ausgedehnt, am 1. fast alle nach außen, am 6. alle nach innen gerichtet.

Bei *Pterostichus oblongopunctatus*, dessen Flügel im Vergleich mit den Vorigen ein wenig schwächer ausgeprägt sind, erscheinen auch die Haarfelder etwas weniger ausgedehnt; namentlich macht sich das am 6. Tergit bemerklich, wo die Härchen schräg von hinten außen nach vorn innen, im ganzen aber doch vorwiegend nach innen gerichtet sind. Es fehlen hier (wie auch bei *Platynus dorsalis*) die hellen Fenster des 6. Tergites. Während bei *Chlaenius spoliatus* die Haarfelder mehr als die halbe Länge des 6. Tergites einnehmen und fast bis zur Pleuralhaut reichen, sind sie bei *Pter. oblongopunctatus* entschieden kürzer und bleiben von den Seiten ein beträchtliches Stück entfernt.

Bei den genannten ungeflügelten Formen kommen zwar zahllose winzige Haarspitzchen an den Tergiten vor, jedoch sind sie schwächlich im Vergleich mit denen der Geflügelten und nirgends zu dichten Haarfeldern gruppiert. Hinsichtlich *Aptinus* sei nur noch bemerkt, daß in Anpassung an die kurzen Elytren dieser Gattung das 6. und 7. Tergit reichlich und stark beborstet sind, während das 5. eine ungewöhnliche Verdickung erfuhr.

Das 8. bis 10. Abdominalsegment.

Ehe ich näher auf diese eingehe, sei kurz der acht bei Carabiden anscheinend allgemein erhalten gebliebenen abdominalen Stigmenpaare gedacht, deren erstes Paar insofern ein besonderes Interesse bietet, als es in physiologischem Zusammenhang steht mit der Ausbildung der Flügel, d. h. bei geflügelten Arten, z. B. *Chlaenius spoliatus* ist das 1. Stigmenpaar sehr groß, so daß seine Längsachse mehr als die doppelte Länge der Längsachse des 2. Stigmas erreicht, während bei ungeflügelten Arten, z. B. *Aptinus bombarda* das 1. Stigmenpaar die folgenden nur noch wenig an Größe übertrifft. In den Fällen seiner starken Ausdehnung liegt es dicht an das Metanotum angeschmiegt.

Am 1.—7. Abdominalringe liegt das Stigmenpaar in der Pleuralhaut, nur bei *Carabus* nähert sich das 7. Paar seinem Tergit.

Das 8. Stigmenpaar ist meistens in die Seiten des 8. Tergites gerückt, nur bei weiblichen *Chlaenius spoliatus* ist es in der Pleuralhaut geblieben, während es bei *Carabus granulatus* zwar in den Seiten des 8. Tergites eingefügt ist, diese aber als schmale Paratergite durch Nath vom Tergit sehr deutlich abgesetzt sind.

Verhältlich am schwächsten fand ich die 8. Stigmen bei *Dromius agilis*, wo sie infolge der eigentümlichen Bildung des 8. Tergites in der Haut neben demselben leicht übersehen werden können.

A. Die weiblichen Carabiden sind am 8. Tergit und Sternit meistens durch je zwei mehr oder weniger starke ins Körperinnere eingesenkte Muskellappen ausgezeichnet (Taf. II, Fig. 25 *lo*), so z. B. bei *Platynus*, *Chlaenius* und *Pterostichus*. Bei *Molops elatus* dagegen fehlen solche Lappen am 8. Sternit, während sie am 8. Tergit nur schwach entwickelt sind. Diesem Gegensatz entspricht in bemerkenswerter Weise auch eine verschiedene Ausprägung des weiblichen Genitalsegmentes:

Ich bespreche des Näheren *Platynus dorsalis* und bemerke nur, daß

sich *Chlaenius spoliatus* und *Pterostichus oblongopunctatus* im wesentlichen ebenso verhalten. Das breite 10. Tergit (Taf. II, Fig. 21) springt jederseits in einen Fortsatz vor und dieser bildet mit den annähernd rhombischen Hälften des 9. Tergites ein Gelenk (*g* 1). Diese Hälften des 9. Tergites sind ausgestaltet in einen Muskellappen (*c*) unten vorn, einen stark behaarten Tastlappen (*b*) hinten oben und einen Gelenkfortsatz (*g* 2) hinten unten. Letzterer ist durch eine nach dem Gelenk ziehende Leiste verstärkt. Er bildet ein sehr ausgeprägtes Gelenk mit der nach hinten unten anschließenden Hälfte des 9. Sternites (9.*s*). Auch diese ist gegen die Gelenkstelle verstärkt. Hinten sitzt auf ihr, abermals durch ein gut erkennbares Gelenk geschieden, der etwas nach oben gebogene Stylus. Sowohl das 9. Sternit als auch der Stylus besitzen verschiedene kräftige Tastborsten (Taf. II, Fig. 22). Unter der Genitalöffnung verläuft quer ein reichlich beborstetes Band (Taf. II, Fig. 21 *a*), welches eine Duplikatur des 8. Sternites darstellt.

Von dieser Genitalsegmenteinrichtung des *Platynus dorsalis* u. a. weicht nun diejenige des *Molops elatus* in namhafter Weise ab. Zunächst ist das ganze Genitalsegment und 10. Tergit schwächer ausgebildet als bei typischen Carabiden-Weibchen, sodann hängt das 9. Tergit zwar unter einem rechtwinkelig geknickten Band mit den Seiten des 10. zusammen, aber es besteht kein Gelenk. Das ganze Genitalsegment ist (abgesehen von ein bis zwei Borsten auf dem Ende des Stylus) nackt. Die Styli sind klein und kaum gebogen, von den Hälften des 9. Sternites zwar deutlich abgesetzt, bilden aber mit ihnen ebenfalls kein eigentliches Gelenk. Ein solches besteht nur zwischen 9. Tergit und Sternit. Das 9. Tergit ist durch seine Einfachheit besonders bemerkenswert, denn es bildet nur einen länglichen Verbindungslappen zwischen 9. Sternit und 10. Tergit.

Die Bildung der Hälften des 9. Abdominalsegmentes der weiblichen Carabiden (Taf. II, Fig. 21) läßt sich mit zwei menschlichen Armen vergleichen, das obere Gelenk (*g* 1) mit dem Schultergelenk, das mittlere (*g* 2) mit dem Ellbogengelenk und das hintere am Stylusgrund mit der Handwurzel. So wie zwei menschliche Arme mit geballten Fäusten abwechselnd nach vorn oder außen stoßend Hindernisse zu beseitigen vermögen, stoßen die beiden Hälften des Genitalsegmentes nach hinten und außen, um eine grabende Tätigkeit auszuüben, d. h. einen Ort vorzubereiten, welcher zur Eiablage geeignet ist. Das 10. Tergit ist der Aufhängeträger für die Genitalsegmenthälften. Die geschilderten 2 + 2 Muskellappen aber am 8. Segment

dienen den Retractoren, welche den ausgestülpten Grab- und Legeapparat in seine Ruhelage befördern.

Wenn nun bei *Molops* sowohl die Muskellappen des 8. Ringes fehlen, als auch das Genitalsegment sehr schwach gebaut ist, dann läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß diese Tiere bei der Eiablage keinen besonderen Widerstand zu überwinden haben. Da wir nun aus zahlreichen Beobachtungen wissen, daß die *Molops*-Arten sich gerne im Walde unter Laublagen aufhalten, so ist anzunehmen, daß sie daselbst auch im weichen Humus ihre Eier ablegen. Ihr Genitalsegment bedarf also im Vergleich mit andern Carabiden einer geringeren Herauspressung.

Während das weibliche Genitalsegment von *Platynus* und Verwandten als Typus der Carabiden gelten kann, zeigt die Gattung *Carabus* ein Verhalten, welches dem von *Molops* insofern gerade entgegengesetzt ist, als es sich bei ihr im Vergleich mit den typischen Fällen nicht um eine Abschwächung, sondern im Gegenteil um eine Verstärkung aller Bestandteile des Genitalsegmentes handelt. Als Ausgangsformen für eine Betrachtung des Carabiden-Abdomens sind daher die *Platynus* u. a. viel geeigneter als die sekundär mehr ausgestalteten *Carabus*, welche, wenn man sie allein betrachtet, leicht irgend eine irrige Deutung hervorrufen können, wie mir das 1893 in meinem ersten Aufsatz selbst passierte, dessen Mängel ich allerdings bereits 1894 in der Schrift Nr. 3 berichtigt habe, insbesondere auf S. 181.

Schon am 8. Abdominalsegment zeigen die *Carabus* insofern eine auffallende Besonderheit, als das 8. Sternit, welches durch eine häutige Mittelpartie fast zweiteilig geworden ist, jederseits in einen starken Muskelstab ausgezogen ist, welcher die Länge dieses Sternites erreicht oder noch übertrifft, wie ich im ersten Aufsatz 1893 schon in Fig. 32 dargestellt habe. Das 8. Tergit dagegen ist einfach geblieben. Bei *C. cancellatus* z. B. ist das 8. Sternit etwa 3 mm, jeder Muskelstab fast 4 mm lang.

Die am 9. Tergit an der Hand der Taf. II, Fig. 21 für *Platynus dorsalis* unterschiedenen und als Muskellappen, Tastlappen und Gelenkfortsatz bezeichneten Abschnitte treffen wir bei *Carabus* in wesentlich kräftigerer Ausgestaltung. An den Seiten des 10. Tergites ragt nicht ein Fortsatz nach außen heraus, sondern eine starke Leiste ist jederseits in das 10. Tergit fest eingesenkt. Diese Leiste bildet mit dem 9. Tergit wieder ein Gelenk, setzt sich aber am Vorderrand desselben als dicke, umgeschlagene Randleiste fort, bis sie schließ-

lich im Ende des Muskellappens, welcher dreieckig vorragt, ausläuft. Ein fernerer Unterschied liegt in einer sehr deutlichen, die Hälften des 9. Tergites wieder in zwei Viertel absetzenden Naht, welche den Tastlappen von dem übrigen 9. Tergit scheidet. Diese Naht zieht, hinten innen vom Gelenkknopf mit dem 9. Sternit beginnend, nach vorn bis zum Vorderrand und durchsetzt auch die Randleiste, indem sie in ihr eine Knickungsstelle erzeugt. In dieser Naht sehe ich eine Anpassung an die grabende Tätigkeit des Genitalsegmentes, indem sie die Nachgiebigkeit der Hälften des 9. Tergites bei seitlichen Bewegungen erhöht. Das 9. Sternit bietet nichts Besonderes, auch die Styli entsprechen dem Zustand von *Platynus*, sind nur entsprechend kräftiger.

Die weiblichen *Cychrus*, bei welchen auch ein Ovipositorenrudiment, homolog demjenigen der *Dytiscus* vorkommt, schließt sich an *Carabus* an.

Die Cicindeliden sind in vielfacher Hinsicht eine sekundäre Weiterbildung der Carabiden, was auch im Bau des Abdomens entschieden zum Ausdruck kommt. Unter Berücksichtigung von *Cicindela campestris* und *hybrida* sei folgendes hervorgehoben:

Das 8. Segment ähnelt dem von *Carabus* insofern, als nur am Sternit zwei Muskelstäbe auftreten. Das 8. Tergit ist wichtig dadurch, daß eine Dreiteilung angebahnt ist und zwar in einen mittleren und zwei seitliche Abschnitte. Teils geschieht die Dreiteilung durch zwei pigmentlose Längsfelder, teils durch Nähte. Es zieht knapp vor dem Hinterrand eine Quernaht vollständig durch. Von dieser geht aber jederseits eine Längsnaht nach vorn bis zum abgerundeten Vorderrand ab und zwar so, daß der mittlere Abschnitt ungefähr so groß ist wie die beiden seitlichen zusammen. Die beiden Längsnähte verlaufen ungefähr parallel. Die beiden Seitenabschnitte, in deren Rand die 8. Stigmen ausmünden, sind hinter demselben etwas nach unten umgeschlagen.

Die Bedeutung der Dreiteilung dieses 8. Tergites liegt aber darin, daß sie uns eine Vorstufe vorführt für das 10. Tergit, welches bei *Cicindela* durch zwei Längsstreifen vollkommen in drei Teile zerspalten ist und zwar in einen mittleren, unter welchem das Rectum mündet, zu dessen Seiten sich nur wenige Borsten finden, und zwei seitliche, deren Hinterhälfte zum Teil Stachelborsten trägt, die am Hinterrand besenartig angeordnet sind. Hinten innen springen die seitlichen Abschnitte des 10. Tergites gegen den After etwas vor.

Das 9. Tergit ist zwar sonst dem von *Platynus* ziemlich ähnlich

aber mit dem Vorderende der Seitenteile des 10. Tergites besteht ein viel deutlicheres Gelenk. Die Selbständigkeit der Seitenteile des 10. Tergites ist eine Anpassung an diese besonders starken Gelenke mit dem 9. Tergit.

Von dem Gelenk aus erstreckt sich eine längere Leiste am Vorderrand und eine kürzere am Innenrand des 9. Tergites. Eine starke Außenrandleiste erstreckt sich von dem ebenfalls kräftigen Gelenk mit dem 9. Sternit zum vorderen Muskellappen. Im 9. Sternit findet sich eine an dieses Gelenk mit dem 9. Tergit streichende V-förmige Leiste zur Verstärkung, außen ferner eine Längsnaht, während sich innen ein großes dreieckiges Hautfeld erstreckt zur Vermeidung einer Reibung. Außen treten bei *campestris* am 9. Sternit noch einige Höckerchen auf, welche mit kurzen, dicken Zapfenborsten besetzt sind, die sich in großer Zahl auch am Hinterrand des 7. Tergites vorfinden.

Der sehr kräftige Grabstylus ist tief zerspalten in zwei Klauen. Im ersten Aufsatz (Fig. 34) findet man für *Tricondyla aptera* sogar eine drei- bis vierspitzige Grabklaue.

Die weiblichen Genitalsegmente der Carabiden und Cicindeliden zeigen somit eine von Stufe zu Stufe mehr und mehr vervollkommnete Anpassung an eine grabende Tätigkeit zur Unterbringung der Eier.

Die beiden gelenkigen Stoßarme, in welche das 9. Segment verwandelt ist, besitzt schon *Molops*. Bei den meisten Carabiden sind sie aber viel stärker und namentlich die Styli zum Aufwühlen der Erde kräftiger gebaut. *Carabus* zeigt uns dann vervollkommnete Gelenkleisten und Zerklüftung der Hälften des 9. Tergites, während schließlich bei *Cicindela* auch das 10. Tergit und die Styli zerspalten werden.

Dromius agilis ist merkwürdig durch sein 8. Tergit, welches in beiden Geschlechtern in zwei Hälften stark auseinander gewichen ist, wobei von jeder Hälfte ein langer Muskelstab ausgeht. In beiden Geschlechtern ragen beim Vorstülpen des Hinterleibsendes die Hälften des 8. Tergites ohrartig nach außen vor, indem sie abgerundet, aber leicht nach außen gebogen sind. Diese ungewöhnliche Beschaffenheit hängt damit zusammen, daß in den Hälften des 8. Tergites Wehrdrüsen ausmünden, deren flüchtiger Saft durch die seitlich vorwiegende Haltung dieser Tergithälften befähigt wird, in den engen Räumen unter Baumrinden leichter sich auszubreiten. Die Ausführungsgänge dieser Drüsen münden in ein sehr zartes Sammelbläschen. In der Zwi-

schenhaut vor dem 8. Tergit, außerhalb der Muskelstäbe desselben liegen die kleinen 8. Stigmen. Das zweiteilige weibliche Sternit entbehrt der Muskelfortsätze.

B. Das männliche Abdomen der Carabiden führt uns ebenfalls interessante Abstufungen vor, welche sich sowohl in morphologisch-physiologischer als auch phylogenetischer Hinsicht zum Ausdruck bringen lassen.

Eine primitive Stellung, welche wir für *Aptinus* schon oben hinsichtlich des Bauchfortsatzes kennen lernten, kommt auch am 8. bis 10. Segment zur Geltung. Das 8. Tergit der meisten Carabiden ist mit zwei Muskellappen ausgerüstet (Textfig. 4), die bei *Aptinus* jedoch besonders schwach entwickelt sind, bei *Carabus* übrigens vollständig fehlen.

Schon im ersten Aufsatz habe ich am Hinterleib der männlichen Carabiden einen vorderen (zum 8.) und einen hinteren (zum

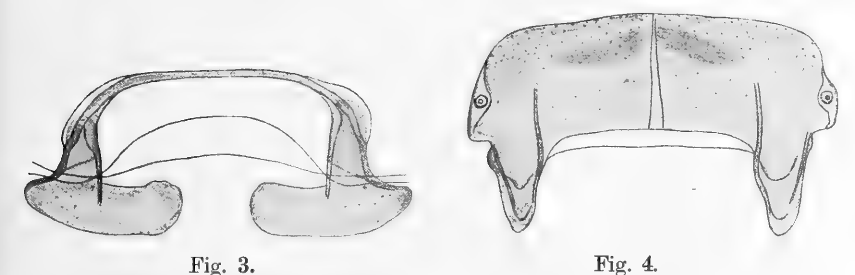


Fig. 3. Fig. 4.

Platynus dorsalis Pont. ♂. × 56. Fig. 3 das 8. Sternit, Fig. 4 das 8. Tergit nebst Stigmen.

9. Ring gehörigen) Bogen unterschieden. Diese kommen allgemein allen Carabiden (aber auch Cicindeliden und Dytisciden) zu. Bei *Aptinus* habe ich den vorderen, mit dem 8. Sternit verbundenen Bogen am schwächsten gefunden, auch ist er hier nicht gleichmäßig bogig, sondern besteht aus zwei sehr blassen, in der Mediane gegeneinander abgesetzten Lappen. Bei *Platynus* (Textfig. 3), *Chlaenius* und *Pterostichus* zeigt der vordere Bogen ein typisches Verhalten, d. h. er ist wirklich bogig und vorn abgestutzt, während er sich hinten in den getrennten Hälften des 8. Sternites gabelt und zwar mehr oder weniger deutlich in zwei kurze Leistenäste.

Durchgehends ist der hintere Bogen größer und kräftiger als der vordere. Im Gegensatz zu jenem hängt er nicht mit dem Sternit, sondern mit dem Tergit zusammen, so daß man auch den vorderen Bogen als ventralen vom hinteren dorsalen unterscheiden kann. Trotzdem wird das 9. Sternit stets vom hintern Bogen umfaßt (Textfig. 5).

Der hintere Bogen ist eben trotz seines Zusammenhanges mit dem 9. Tergit, dessen inneres Derivat er vorstellt, und trotz seines somit dorsalen Charakters tatsächlich größtenteils ventral gelegen. Das 9. Sternit bildet eine längliche Tragmulde für die Copulationsorgane, und der hintere Bogen liefert für diese Tragmulde den Versteifungsrand. In ihrer Ruhelage sind die Copulationsorgane der Carabiden stets sowohl asymmetrisch gelagert als auch asymmetrisch gebaut. An den asymmetrischen Bau der Copulationsorgane aber haben sich das 9. Sternit und der hintere Bogen angepaßt, d. h. beide sind ebenfalls allgemein asymmetrisch geworden.

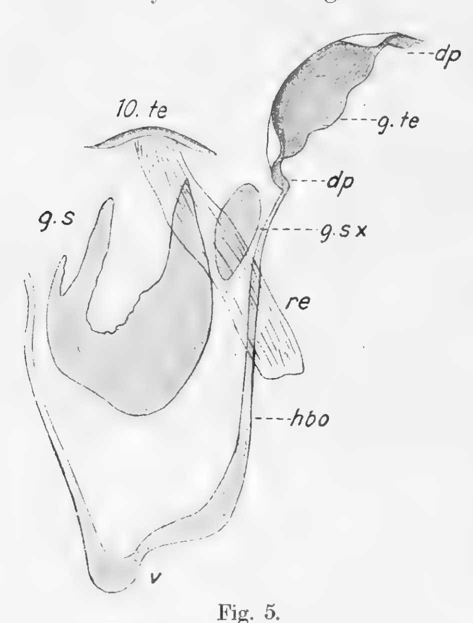


Fig. 5.

Carabus granulatus ♂, × 10. Der hintere Bogen (*hbo*), das 9. Sternit (*9.s*, *9.sx*) und das 10. Tergit nebst Rectum von oben gesehen, während das 9. Tergit mit den Drüsenplättchen (*dp*) zurückgeschlagen ist.

Wieder zeigt sich *Aptinus* als besonders ursprünglich organisiert, indem sein 9. Sternit den einfachsten Zustand vorführt, der mir unter den Carabiden bekannt geworden ist, was sich darin zeigt, daß

a) das 9. Sternit noch breit, kräftig und dunkel pigmentiert geblieben ist,
b) die Asymmetrie nur schwach hervortritt und
c) noch eine kräftige Beborstung erhalten ist.

Im Gegensatz hierzu finden wir bei *Chlaenius*, *Platynus*, *Pterostichus* und *Dromius* das 9. Sternit mehr abgeschwächt, die Beborstung ist verschwunden und die Asymmetrie sehr auffallend, indem es ganz nach rechts verschoben und dort auch nach hinten mehr oder weniger in Lappen oder Fortsatz ausgezogen ist. Die Schiebung des 9. Sternites nach rechts entspricht den nach links gekrümmten und nach rechts herübergeneigten Copulationsorganen.

Der hintere Bogen ist stets mit dem 9. Tergit verwachsen, während er vom 9. Sternit durch Haut abgesetzt ist. Bei *Aptinus* fand ich wieder das 9. Tergit am stärksten entwickelt, nämlich quer halbmondförmig,

nackt, aber von zahlreichen Poren durchsetzt. Vorn ist es mit einer queren Platte ins Körperinnere eingesenkt. Diese Platte ist median vorn eingeschnitten-eingeknickt und nach oben gedrückt, während seitlich die Hinterenden des hinteren Bogens in sie übergehen. Zwischen dieser endoskelettalen Platte und den hinteren Enden des hinteren Bogens ist jederseits die große, dicht mit meist geteilten Haaren erfüllte Sammelblase der Bombardierdrüsen eingefügt.

Das 10. Tergit ist kleiner als das 9. und liegt unter ihm versteckt, ist ihm aber sonst in Gestalt und Struktur bei *Aptinus* höchst ähnlich. Bei *Platynus* erscheint das 9. Tergit nur als eine hintere Fortsetzung des hinteren Bogens, d. h. es bildet eine spangenartige Bogenleiste, während der eigentlich tergale Teil, welcher in der Mitte gespalten, nackt und fast porenlos, sehr abgeschwächt ist und als rudimentär zu bezeichnen. Die tergale Bogenleiste ist bei *Chlaenius spoliatus* weiter verstärkt und das eigentliche 9. Tergit als solches nicht mehr deutlich erkennbar. So ist aus dem hinteren Bogen nebst Bogenleiste (des 9. Tergites) eine geschlossene Ellipse entstanden. Für *Pterostichus oblongopunctatus* gilt dasselbe, doch sind Bogen und tergale Bogenleiste deutlich gegeneinander abgesetzt geblieben. Diesen Verhältnissen, d. h. namentlich der Verkümmerung des 9. Tergites entsprechend ist bei *Chlaenius, Platynus, Pterostichus* und *Dromius* das 10. Tergit erloschen. Anders steht es mit *Carabus.* — Dadurch, daß er rechts plattig erweitert wurde (Textfig. 5 *v*), hat bei *Carabus granulatus* auch der hintere Bogen eine starke Asymmetrie erfahren. Hinten geht dieser Bogen nicht sofort in das 9. Tergit über, sondern er verschmälert sich und dann folgt eine kleine, etwas muschelig ausgehöhlte Platte, welche ich als Drüsenplatte hervorheben will, da unter ihrem Schutze die durch ihr ätzendes Secret bekannten und jedem *Carabus*-Sammler durch scharfen unangenehmen Geruch eingeprägten Wehrdrüsen ausmünden (Taf. I, Fig. 17 *dr*). Das Ende des Drüsenschlauches erweitert sich muldenartig und die weite Öffnung mit bogigen Rändern paßt gut in die Aushöhlung der Drüsenplatte (*dpa*). Unter einem winkeligen Knick (*v*) verbindet sich die Drüsenplatte jederseits mit den Seiten des 9. Tergites (Textfig. 5); dieses ist von Poren durchsetzt und besitzt vorn einen dreilappigen Muskelrand. Unter dem 9. findet man das mondsichelförmige, porenreiche 10. Tergit. Auffallend unregelmäßig gelappt erscheint das nach hinten in zwei bis drei Fortsätze ausgezogene 9. Sternit (9.*s*), von welchem links noch ein kleineres Stück (9.*sx*) sich losgelöst hat. Der vordere Bogen des 8. Sternites ist bei *Carabus* besonders groß und

hufeisenförmig, die Hälften des 8. Sternites selbst sind auffallend klein und weit auseinander gerückt, dicht angeschlossen dagegen an die schon genannten, stigmenhaltenden Paratergite des 8. Tergites.

Penis und Parameren.

Soweit bekannt sind die männlichen Copulationsorgane aller Carabiden asymmetrisch gebaut, und zwar ist diese Asymmetrie offenbar eine Folge davon, daß der Penis hornartig gekrümmt ist, nämlich mit der Spitze nach unten gebogen. Da nun das Abdomen von oben nach unten zusammengedrückt ist, so würde ein symmetrisch, im Sinne von *Silpha*, getragener Penis eine Vorragung einiger Tergite verursachen. Um dies zu vermeiden und den Penis auf möglichst fester Unterlage ruhen zu lassen, ist die Seitenlage zu einer ständigen Einrichtung geworden und zwar so, daß er immer nach rechts hinübergeneigt liegt (Taf. II, Fig. 20 und 31). Daher kommt es, daß er von oben betrachtet links ausgehöhlt und rechts erhaben erscheint, während Vorder- und Hinterende nach links vorragen. Es gibt allerdings auch Carabiden mit ziemlich geradem Penis, z. B. *Dromius agilis*, aber auch in diesem Falle ist die Asymmetrie in Penis und Präputium deutlich ausgeprägt.

Wichtige Übereinstimmungen in den Copulationsorganen von *Silpha* und den Carabiden sind darin gegeben, daß:

a) die Parameren selbständig geblieben sind,
b) ihre Basen sich ventral vom Penis mit ihm verbinden und
c) häufig eine kleine unpaare Basalplatte den Grund der Paramerite verknüpft.

Bei einigen Formen, z. B. *Carabus granulatus* (Taf. I, Fig. 26) wird die Ähnlichkeit mit *Silpha* in den Parameren noch viel deutlicher als bei der Mehrzahl der übrigen Carabiden. Die Asymmetrie der Paramerite ist auch bei diesem *Carabus* deutlich genug ausgeprägt. Die kurze Basalplatte (Taf. II, Fig. 26 und 28 *ba*) bildet nur eine dicke federnde Verbindung zwischen den beiden Parameriten. Ihre Leistung als Druck und Zug überwindendes Band macht sich deutlich genug bemerkbar im faserigen Bau und den kleinen Randfältchen (Taf. II, Fig. 28 *ba*). Die Paramerite des *Carabus granulatus* zerfallen in drei Abschnitte, und zwar ist der hinterste derselben sehr schmal und ragt als fingerförmiges Tastorgan weit nach hinten heraus, bleibt aber doch etwas hinter der Penisspitze zurück. Der 1. und 2. Abschnitt kommen dadurch zustande, daß sich eine Leiste schräg dem Paramerit entlang zieht (Taf. II, Fig. 29 *l*). Sie verläuft so, daß der

mittlere, von vielen Poren durchsetzte Abschnitt vorn spitz endigt, während der vordere, porenlose Abschnitt nach vorn, also gegen die Basalplatte breit ausläuft.

Die Genitaltaschenhaut ist der Länge nach mit der Grundhälfte der Parameriten verwachsen, endigt aber knapp vor dem Grund der Fingerfortsätze (Taf. II, Fig. 26, 27, 29 *h*). In den Poren der Parameriten sitzen sehr kurze und zum Teil leicht übersehbare Tastbörstchen.

In der Genitaltaschenhaut tritt bei *Carabus* eine Doppelplatte auf, welche ich im Aufsatz Nr. 1 bereits 1893 beschrieben habe und zwar in Taf. II, Fig. 57 und 63 (für *Procrustes coreaceus* und *Anthia sexmaculata*) abgebildet habe. Bei *Carabus granulatus* tritt diese Doppelplatte, welche lediglich eine dorsale, den Parameriten gegenüberliegende, aber den meisten Carabiden fehlende Versteifung der Genitalhaut vorstellt[1], als zwei längliche, bräunlich pigmentierte und wenig asymmetrische Felder auf, welche durch einen häutigen vorn schmaler werdenden Mittelstreifen größtenteils voneinander getrennt sind, vorn aber verwachsen, während sie hinten von zahlreichen, sehr dünnen und zum Teil in Gruppen angeordneten Kanälchen durchsetzt werden, die bei oberflächlicher Betrachtung Härchen vortäuschen.

Die Verbindung der Parameren mit dem Penis erfolgt also ventral und zwar im vordersten Drittel des letzteren mittels eines starken Vorsprunges, den ich Paramerenhöcker nennen will. Die Parameren können sich gegen den Penis um diesen Höcker drehen. Er ist auch bei *Platynus* (Taf. II, Fig. 20) und *Chlaenius* (Taf. II, Fig. 31) vorhanden, tritt aber bei Carabus viel deutlicher in die Erscheinung. Als Penisfortsätze kommen zwei große, ziemlich symmetrisch angeordnete Muskelplatten am Vorderrande des Penis in Betracht (Taf. II,

---

[1] Auf S. 77 a. a. O. hat HARNISCH die Doppelplatte von *Carabus nemoralis* abgebildet und ein »achtes Sternit« daraus gemacht, eine Konsequenz der einleitend besprochenen verschiedenen Irrtümer. Was er S. 77 unten sagt, ist einfach unverständlich, zumal die »Caraben« fälschlich als »niedrigste Käferformen« angesprochen werden. Da HARNISCH in seiner Tabelle S. 83 meine Parameren als »8. Sternit« bezeichnet, S. 77 aber ebenso die *Carabus*-Doppelplatte, so müßte man annehmen, daß ihm die Parameren der Carabiden gänzlich unbekannt geblieben seien, wenn er nicht S. 80 selbst geschrieben hätte, es »bieten aber gerade die Caraben einen Anhalt für den Plattencharakter des Penis, da bei diesen ein Paar eingelenkter Gonapophysen daran sitzen«. Wohlgemerkt bei den Caraben anerkennt HARNISCH die Parameren als »Gonapophysen« und auf S. 83 und an andern Stellen erklärt er dieselben Parameren der Coccinelliden u. a. für ein »8. Sternit« ! Größer kann die Konfusion nicht mehr werden ! —

Fig. 20 *prd, prs*), welche stark abgerundet und etwas nach unten gekrümmt sind. Isoliert man diese Penisfortsätze so, daß sie gemeinsam mit dem angrenzenden Teil des Penis gerade von oben[1] gesehen werden, dann überzeugt man sich, daß sie gemeinsam mit dem verbindenden Penisstück durch eine verdickte innere Randleiste ein Hufeisen darstellen. Während die Peniswandung unten fest und geschlossen ist, besitzt sie oben einen häutigen Bezirk, welcher hinter der Mitte beginnt und fast bis zur Spitze reicht. Dieses Gebiet stellt die Mündungszone des bei der Copula umzustülpenden Präputialsackes vor. Man kann an ihr bei *Carabus* leicht zwei Unterabteilungen unterscheiden, indem sich hinten ein von wulstigen Rändern begleiteter Längsspalt vorfindet, während vor ihm ein runzeliges Feld liegt, welches dadurch entsteht, daß die Falten des Präputialsackes im Ruhezustand dicht zusammengedrängt liegen. Da das runzelige Feld vorn im Halbkreis von dem festwandigen Penis umschlossen wird, nenne ich es den Mündungshof. Der ganze Hauptabschnitt des Penis zwischen den Penisfortsätzen vorn und dem Mündungshof hinten ist nicht nur festwandig oben und unten, sondern auch von durchaus einheitlichem Gepräge, d. h. es fehlt jede Spur einer Nahtbildung[2]. Die Wand des Penis wird von zweierlei Porenkanälen durchsetzt, indem die einen derselben außen offen bleiben, während die andern sehr kurze Sinneszäpfchen tragen; offenbar dienen die ersteren chemischen und die letzteren mechanischen Reizübertragungen. An der nach den Arten verschieden gestalteten Penisspitze ist die Zahl der Porenkanäle am größten. Auf den verwickelt gebauten Präputialsack von *Carabus*, dessen Teile zum Teil eine prachtvolle Struktur darbieten, gehe ich nur ganz kurz ein. Es findet sich eine große Anzahl von Wülsten und Längsfalten, welche mit Haaren, Spitzchen, Wärzchen und Schuppen verziert sind, doch haben diese Bildungen eine so unregelmäßige Anordnung, daß sie nur durch eine sehr eingehende Beschreibung erschöpfend klargestellt werden können. Der Ductus ejaculatorius, soweit er sich innerhalb des Penis befindet, besitzt für die sich anheftenden Muskeln eine überaus dicke Wandung (Taf. II, Fig. 30 *de*), erst außerhalb des Penis wird

[1] Oben und unten sind hier natürlich so gemeint, daß die Copulationsorgane in ihre theoretische primäre Lage zurückgedreht zu denken sind.

[2] Die Behauptung von HARNISCH (S. 80), »daß gerade bei diesem Caraben-Penis eine sehr deutliche Verwachsungsnaht vorhanden« sei, entspricht also nicht der Wirklichkeit. Wäre sie aber vorhanden, dann käme eine gänzlich andre Erklärung in Betracht.

er plötzlich sehr dünn. Hinter der Einmündungsstelle des Ductus ejaculatorius in den Präputialsack bemerkt man dicht mit feinen Härchen besetzte Lappen (*h*) und hinter diesen dicke warzige Wülste (*w*), auf welche weiterhin Wülste und Längsfalten folgen.

Hinsichtlich andrer Carabiden sei noch folgendes hervorgehoben:

Die bei *Carabus* noch gut entwickelten Fingerfortsätze der Parameriten fehlen den meisten Carabiden vollständig, so bei *Platynus dorsalis* (Taf. II, Fig. 20) bei *Chlaenius spoliatus* (Taf. II, Fig. 31), bei *Aptinus*, *Pterostichus* und *Dromius*. Gleichzeitig hat sich die Asymmetrie noch erhöht. Die Paramerite sind also sekundär zu kurzen gedrungenen Gebilden geworden, welche als Tastorgane keine Bedeutung mehr haben, trotzdem aber nicht belanglos sind, weil sie dem Penis als Stütze dienen und mit Muskeln verbunden sind. Bei *Pterostichus oblongopunctatus* ist die Asymmetrie so gesteigert, daß der linke Paramerit ungefähr die dreifache Größe des rechten erreicht hat. *Pterostichus metallicus* ist insofern von Bedeutung, als die Penisspitze sekundär nach unten gebogen ist, also sich der Seitenlage des Penis durch Krümmung nach unten im wahren Sinne, nicht im Sinne der Längsebene des Penis angepaßt hat.

Taf. II, Fig. 20 zeigt uns den ausgestülpten, gleichzeitig durch seine Einfachheit bemerkenswerten Präputialsack von *Platynus dorsalis*, welcher also im ausgestülpten Zustand ungefähr zwei Drittel der Penislänge erreicht. Im Gegensatz zu *Platynus* besitzt *Chlaenius spoliatus* nicht nur eine auffallend knopfartig abgesetzte Penisspitze, sondern der Präputialsack enthält auch gleichzeitig eine Virga (Taf II, Fig. 31 *vi*), d. h. eine dünne Fortsetzung des Ductus ejaculatorius über dessen Ausmündungsstelle hinaus in das Innere des Präputialsackes. Diese Virga (und damit der Präputialsack selbst) beginnt ungefähr in der Mitte des Penis und zieht sich unter doppelt S-förmiger Krümmung und langsamer Verdünnung bis zum Mündungshof. Neben dem Beginn der Virga liegen zu dessen Verstärkung zwei kleine Plättchen.

Sehr große Stacheln in mehreren, asymmetrisch angeordneten Gruppen bilden eine Bewaffnung des Präputialsackes von *Dromius agilis*, ohne daß deshalb die gewöhnliche Wärzchenstruktur fehlte. Ähnliche Stachelbildungen beschrieb auch K. Holdhaus in seiner ausgezeichneten Monographie der Coleopteren-Gattung *Microlestes*, also einer mit *Dromius* nahe verwandten Gruppe, innerhalb welcher sie jedoch den primitiveren Arten fehlen. (Kais. Akad. d. Wiss. Wien 1912, Bd. LXXXVIII d. math.-nat. Kl., S. 477.)

IV. Zur Kenntnis des Chrysomelidenabdomens.

Chrysomeliden und Cerambyciden sind so nahe miteinander verwandt, daß man lange Zeit überhaupt keinen durchgreifenden Unterschied anzugeben vermochte. In meiner Arbeit Nr. 1 habe ich auf S. 151 einige Unterschiede mitgeteilt, welche sich auf Grund des Abdomenstudiums herausgestellt hatten. Insbesondere ist zu betonen, daß

a) bei den Chrysomeliden »die Parameren im dorsalen Teile nie zwei voneinander getrennte Fortsätze bilden, sondern stets ganz verwachsen sind, mit oder ohne Naht, und bilden dorsal entweder eine gerundete Platte oder einen mehr oder weniger langen Fortsatz. Der ventrale Teil, die Paramerenschenkel, stellen bisweilen ein Ellipsoid, meistens aber einen Ring dar (Ringschenkel). Nicht selten sind die Parameren nur ventral noch erhalten und zu einem Gabelstück verkümmert«.

b) Bei den Cerambyciden dagegen »stellen die Parameren im dorsalen Teile stets zwei mehr oder weniger lange, nur an der Basis verwachsene, im übrigen voneinander getrennte, fingerförmige Fortsätze vor. Der ventrale Teil, die Paramerenschenkel, stellen immer ein Ellipsoid dar (Ellipsoidschenkel)«.

In diesem Paramerenunterschied ergeben sich die Cerambyciden als die primitivere Familie, weil die Trennung der beiden Paramerite durch die fingerförmigen Fortsätze noch angezeigt ist. Es harmoniert aber hiermit einerseits die im allgemeinen schlankere Körperform der Cerambyciden, insbesondere der weniger zusammengedrängte Hinterleib, anderseits die Tatsache, daß der 8. Abdominalring, insbesondere das 8. Sternit keine Rückbildung erfahren hat, sondern stets deutlich ausgebildet ist und vorn ein Spiculum ventrale trägt.

Wenn auch im folgenden die Cerambyciden keine Berücksichtigung finden, so muß doch eine phylogenetische Beurteilung der Chrysomeliden auch auf jene als die nächsten Verwandten Rücksicht nehmen.

Im Vergleich mit den Silphiden und Carabiden führen uns die Chrysomeliden auf eine dritte phylogenetische Stufe, welche dadurch charakterisiert ist, daß

1. das 2. Sternit an der Bildung des Bauchfortsatzes nicht mehr beteiligt,
2. das 8. Stigmenpaar erloschen ist,

3. das 9. Sternit der Männchen vollkommen fehlt,
4. das 8. Sternit und 9. Tergit der Männchen mehr oder weniger verschwunden sind,
5. die laterale Trennung der Paramerite nicht mehr zur Geltung kommt, diese Organe vielmehr dorsal entweder vollkommen verwuchsen oder verkümmerten.

Dem im Vergleich mit primitiver organisierten Coleopteren-Familien gedrungen gebauten Chrysomeliden-Körper und ihrem verhältlich kurzen Abdomen entspricht also auch eine teilweise Verkümmerung der hintersten Elemente des Abdomens.

Innerhalb der Chrysomeliden selbst gibt es wichtige phylogenetische Abstufungen, die ich zum Teil schon 1893 angegeben habe.

1. Timarcha.

Als eine der ursprünglicheren Formen innerhalb dieser Familie betrachten wir zunächst *Timarcha pratensis* Duft.

Wie die Silphen einen Schlüssel abgeben zum Verständnis des Abdomens der Staphyliniden und Carabiden, so dient uns wieder das Abdomen der Carabiden zur Erleichterung des Verständnisses des Abdomens der Cerambo-Chrysomelidea. Unter den Chrysomeliden wüßte ich aber als Ausgangspunkt der Betrachtung keine geeignetere Gattung als die schon 1893 in dieser Hinsicht von mir hervorgehobenen Timarchen und zwar besonders die weiblichen, für welche folgende Abdominalformel gilt:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9,\ 10}{—\ (2)\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9\ \text{(Styli)}}.$$

Hierzu sei folgendes hervorgehoben: Das 1. bis 6. Tergit sind bei den *Timarcha*-Arten sehr zart, weil die Flügel fehlen und die Elytren verwachsen sind. Das 7. Tergit dagegen bildet den hinteren äußeren Abdominalschluß und spielt die Rolle eines Pseudopygidium. Es enthält zwei auffallende paramediane Längsleisten und zwischen denselben ein vertieftes Feld, welches eine Längsrinne darstellt, deren gerade Seiten nach hinten langsam zusammenneigen. Das vertiefte Feld dient zur Aufnahme der hintersten Strecken der verwachsenen Elytren, also zum Festhalten der Flügeldeckenspitzen, ein Erfordernis, welches durch die Rauheiten der Längsleisten und ihrer äußeren Nachbarschaft begünstigt wird. [Diese Beschaffenheit des 7. Tergites gilt übrigens für beide Geschlechter.] Das vertiefte Feld erstreckt sich nur über die vorderen zwei Drittel des 7. Tergites,

das hintere Drittel entbehrt desselben, weil dieses unter den Elytren frei hervorschaut.

Mit dem 7. Sternit ist das 7. Tergit an den Seiten unmittelbar gelenkig verbunden, so daß beide zusammen eine Klappe bilden, aus welcher die versteckten Abdominalteile mehr oder weniger herausragen. Trennende Zwischenhäute, welche sich zu seiten des 1. bis 6. Tergites befinden und in sich die Stigmen tragen, hören also im Bereich des 7. Ringes auf. Dementsprechend liegt nur das 7. und letzte Stigmenpaar in den Seiten des 7. Tergites. Dem Flügelmangel entsprechend ist wieder das 1. Stigmenpaar nur wenig größer als die folgenden.

Das sehr dicke 3. bis 7. Sternit bilden den Bauchnapf. Die Chrysomeliden sind durch einen sehr kräftigen und breiten Bauchfortsatz ausgezeichnet, der vorn meistens breit abgestutzt ist (Textfig. 6 *pr*) und die Hüften trennt. Trotz der Größe des Processus intercoxalis hat das 2. Sternit an ihm keinen Anteil mehr. Das 2. Sternit ist bei den Chrysomeliden zu einem mehr oder weniger schmalen Streifen verkümmert, den Harnisch in seiner Fig. 61 (auf S. 73) unrichtig dargestellt hat, weshalb ich anbei in Textfig. 6 die äußerlich sichtbaren Sternite und die Ventralphragmen von *Lina populi* erneut zur Anschauung bringe. Bei dieser Gattung bildet also das 2. Sternit einen durch Zwischenhaut sehr deutlich abgegrenzten und vollkommen von einer zur andern Seite durchziehenden Streifen, der sich nicht (wie das von Harnisch dargestellt wird) mit den Seiten des Vorderrandes des Bauchfortsatzes verbindet, sondern oberhalb desselben, also im Innern versteckt, quer über ihn hinwegstreicht. Die Acetabula werden außer diesem Streifen des 2. Sternites hauptsächlich von eingesenkten Teilen des 3. Sternites gebildet, und zwar sind die eingesenkten Teile gegen das übrige 3. Sternit sehr deutlich abgesetzt. —

Fig. 6.

Lina populi L. ♀. Das 2. bis 7. Abdominalsternit von oben her dargestellt. *ac*, Acetabula; *pr*, Bauchfortsatz. × 10.

Zurückkehrend zur besonderen Betrachtung der weiblichen *Ti-*

marcha pratensis kommt der 8. Ring in Betracht, welcher aus kräftigem Tergit und Sternit besteht, die gemeinsam in eine ebenfalls klappenartige Verbindung getreten sind und mehr oder weniger verborgen liegen. Diese innere Klappe des 8. Ringes steckt fernrohrartig in der größeren des 7. Ringes. Das mondsichelförmige 8. Sternit springt in der Mitte des Vorderrandes vor und ist hier in ein es an Länge noch übertreffendes, völlig unpaares, also ganz typisches Spiculum ventrale ausgezogen. Das halbkreisförmige, vorn in der Mitte eingebuchtete 8. Tergit tritt hinten mit einer bogigen, oben und unten kurz beborsteten Duplikatur heraus. Das Genitalsegment der weiblichen Timarchen ist, verglichen mit dem der Silphen und Carabiden, ohne weiteres verständlich (Taf. II, Fig. 32). Das 9. Tergit ist wieder in zwei in die Seiten gerückte Hälften von halb muschelartiger Gestalt auseinandergewichen. In Anpassung an diese Zweiteilung des 9. Tergites ist aber auch das 10. Tergit zweiteilig geworden. Seine Teilhälften (Taf. II, Fig. 32, 10.*t*) werden von dem nach oben umgeschlagenen oberen Lappen der Hälften des 9. Tergites umfaßt und sind an deren abgerundete, obere innere Zipfel mit einer feinen, dunkeln Spange (*b*) befestigt. Die Ausdehnungsfähigkeit der jederseits miteinander verbundenen Hälften des 9. und 10. Tergites gestattet den Hälften des 9. oder Genitalsternites, dicht aneinander gedrängt sich ein beträchtliches Stück vorzustülpen, auch ohne daß eine eigentliche Legeröhre vorhanden ist.

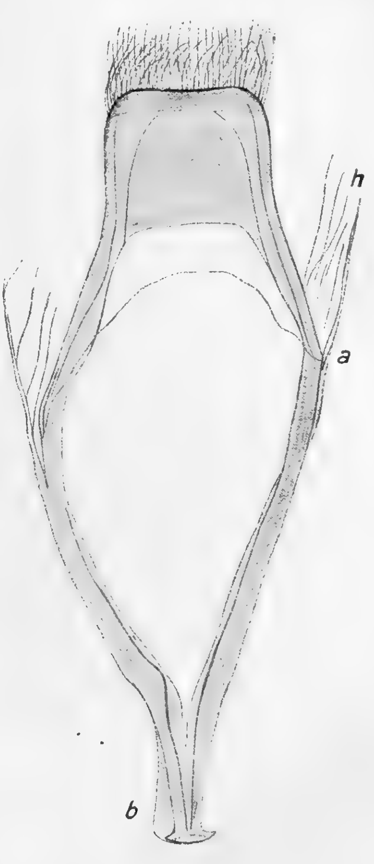


Fig. 7.
Timarcha pratensis, ♂ Synparamerit. *h*, Stück der bei *a* angewachsenen Haut der Genitaltasche; *b*, zusammengewachsenes ventrales Ende der Paramerenschenkel (*a*, *b*). × 56.

Das Vorstrecken der Genitalsternithälften wird aber auch durch den Bau dieser selbst erleichtert, denn sie sind recht lang gestreckt und der vordere für den Ansatz der Retractoren bestimmte Teil ist

fortsatzartig (Taf. II, Fig. 32 *pr*) in die Leibeshöhle eingesenkt. Längsleisten (*l*) dienen dem Muskelansatz. Normalerweise sind die Hälften des 9. Sternites durch eine gelenkige Einschnürung (Taf. II, Fig. 33 *g*) in zwei Abschnitte sehr deutlich abgesetzt, einen kurzen Hinterabschnitt, auf dessen Hinterende der Stylus in einer Grube eingefügt ist, und einen viel längeren Vorderabschnitt. Während der Hinterabschnitt (9.*sp*) wie eine gliedartige Abschnürung erscheint, hat der Vorderabschnitt mehr seine eigentlich sternale Gestalt bewahrt, d. h. er ist nur im hintersten Drittel im Anschluß an den Hinterabschnitt auch oben ausgedehnt, weiter vorn dagegen auf die Ventralfläche beschränkt.

Von diesem typischen *Timarcha*-Genitalsternit weicht eine interessante Abnormität der *T. pratensis* (Taf. II, Fig. 32) insofern ab, als einerseits nur rechts ein Stylus entwickelt ist, links dagegen dem fehlenden Stylus entsprechend auch der Hinterabschnitt hinten schmäler ausläuft, anderseits zwischen Vorder- und Hinterabschnitt die gelenkige Einschnürung fehlt und nur eine schwache Andeutung derselben zum Teil durch verschiedene Pigmentierung (*y*) gegeben ist. Diese Abnormität ist aber deshalb besonders beachtenswert, weil sie sich in der Richtung auf die noch zu besprechenden Verhältnisse von *Lina* geltend macht.

Die Männchen der *Timarcha pratensis*, welche im 1. bis 7. Segment mit den Weibchen übereinstimmen, weichen bereits im 8. Ringe bedeutend von diesem ab. Das große, fast halbkreisförmige 8. Tergit (Taf. II, Fig. 34, 8.*te*), welches durch eine Mediannaht in zwei Hälften abgesetzt wird, besitzt hinten jederseits einen überaus dicht und bürstenartig beborsteten Tastwulst. Viel schwächer entwickelt ist das 8. Sternit (8.*s*), denn es bildet nur noch einen schmalen, queren Bogen, trägt aber doch noch in der Mitte ein ganz kurzes, zapfenartiges Spiculum ventrale (*sv*). Das männliche Genitalsternit ist völlig erloschen und die große endoskelettale Gabel (*sd*), welche zum Teil seine Stelle einnimmt, 1893 aber von mir auf das 9. Sternit (als dessen Derivat) bezogen wurde, hielt Harnisch (infolge der Verkennung des Fehlens des 1. Sternites) für ein »7. Sternit« und zwar bei *Donacia*, *Lina* und *Clytra*.

Daß diese große Gabel, welche bei *Lina* als ein Bogen (Taf. II, Fig. 37 *bo*) ausgeprägt ist, tatsächlich ein Derivat des 9. Tergites vorstellt, beweisen einerseits die für *Silpha* und die Carabiden auseinandergesetzten Verhältnisse (vgl. Taf. I, Fig. 7 und 8, sowie Textfg. 5 *hbo*), anderseits die namentlich bei *Timarcha* noch sehr gut ausgeprägten Überreste der Hälften des 9. Tergites, an welche

die hinteren Enden der Gabel genau angeschlossen sind (Taf. II, Fig. 34, 9.*te*).

Gabel und Bogen sind nur nach Arten verschiedene Ausprägungen ein- und desselben vergleichend-morphologischen Derivates des 9. Tergites. Da nun der vordere Teil dieses Gebildes mehr oder weniger spießartig werden, auch am 9. männlichen Sternit ein Spiculum entwickelt sein kann, insbesondere unter den *Malacodermata*, wofür Taf. I, Fig. 14 von *Danacaea pallipes* ein gutes Beispiel abgibt (in meiner Arbeit Nr. 4), so folgt, daß bisher als Spiculum gastrale zwei ihrer Entstehung nach verschiedene Gebilde bezeichnet worden sind und mithin ein neuer Begriff begründet werden muß. Daher unterscheide ich:

a) als **Spiculum ventrale** (wie bisher) das unpaare Derivat des 8. Sternites,

b) als **Spiculum gastrale** das wie bei den männlichen Coccinelliden einfache, oder aber aus einem Bogen hervorgegangene Derivat des 9. Sternites, aber als

c) **Spiculum dorsale** das meistens ebenfalls aus einem Bogen oder auch zwei getrennten Leisten hervorgegangene, spießartige Derivat des 9. Tergites. Dabei ist es vergleichend-morphologisch nebensächlich, ob dieses Gebilde eine vollkommen dorsale Lage beibehält, oder, wie es meistens der Fall ist, von seinen Ursprungsstellen fort ventralwärts sich gekrümmt hat.

Eine wichtige positive gemeinsame Eigentümlichkeit aller endoskelettalen Bögen und Spicula ist die, daß sie für verschiedene Muskeln Ansatzstellen abgeben, während als negative Eigentümlichkeit das völlige Fehlen von Porenkanälen und daher auch Drüsen, Haaren und Borsten zu gelten hat, also der wichtigsten Charaktere der Tergite und Sternite. Man kann daher alle diese Innenstützen nur als Derivate jener bezeichnen, nicht aber als Tergite oder Sternite selbst, wie es von mir teilweise vor 20 Jahren geschah und neuerdings wieder von Harnisch, welcher z. B. den Bogen von *Lina* als »7. Sternit« benannte.

Bei *Timarcha* ist das Derivat des 9. Tergites, also der Bogen in seiner Vorderhälfte zu einem dorsalen Spiculum (Taf. II, Fig. 34 *sd*) zusammengedrängt. Da das 10. Tergit vollständig fehlt, zeigt sich also das männliche Abdomen in seinen hintersten Segmentteilen weit mehr zurückgebildet als das weibliche. Das männliche Abdomen läßt sich durch folgende Formel zum Ausdruck bringen:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ (9),\ —}{—\ (2),\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ (8)\ —}$$

Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die stark abgeschwächten Sklerite.

Was die männlichen Copulationsorgane von *Timarcha* betrifft, so wird der Penis im folgenden bei der Gattung *Lina* besprochen werden, hier gehe ich nur auf die Parameren ein, welche in Textfig. 7 dargestellt wurden. Käme nur die Gattung *Timarcha* für sich in Betracht, dann könnte man über die morphologische Bedeutung dieses Gebildes sehr zweifelhaft sein. Vergleicht man es jedoch einerseits mit *Silpha* und den Carabiden, anderseits mit den früher von mir besprochenen Parameren der Cerambyciden und denen der Donacien, dann unterliegt es keinem Zweifel, daß wir es mit einem Synparamerit wie bei den letzteren zu tun haben. Es handelt sich also um ein Organ, welches den Penis ringartig umgibt, aber in der Richtung einer senkrecht durch die Penisachse gelegten Ebene ellipsoidisch ausgezogen ist und zwar so, daß der dorsale Teil sich nach hinten über den Penis neigt und frei in die Genitaltasche ragt, während der ventrale Teil nach vorn sich unter die vorderen Penisfortsätze schiebt und ins Innere des Leibes geschoben ist. (Man vgl. auch in meinem Aufsatz Nr. 1 Fig. 120, in welcher jedoch das Synparamerit steiler gezeichnet ist, als es in der natürlichen Lage vorkommt.)

Wir haben an diesen *Timarcha*-Parameren also zu unterscheiden:

a) das dorsale eigentliche Synparamerit (Textfig. 7) und

b) die ventralen Paramerenschenkel (*a b*).

Das dorsale Synparamerit bildet eine muschelartig ausgehöhlte, der oberen Wölbung des Penis angepaßte, vollkommen einheitliche, d. h. in der Mediane nahtlose und am abgerundeten Endrand bürstenartig beborstete Decke, die jedoch jederseits grundwärts in einen Fortsatz ausgezogen ist, welcher die Verbindung mit den Paramerenschenkeln herstellt. An den beiden Stellen, wo Fortsätze und Paramerenschenkel zusammengewachsen sind, findet sich nicht nur eine deutliche Absetzung, sondern hier grenzt auch zugleich die Haut der Genitaltasche an (*a, h*), in welche ein stützender Streifen abgeht. Der asymmetrischen Lage des Penis entsprechend ist auch das Paramerenellipsoid etwas asymmetrisch verschoben. Die Paramerenschenkel vereinigen sich an ihrem Ende vorn unterhalb des Penis und ragen an der Verwachsungsstelle zur Verbreiterung des Ansatzes der Muskeln nach unten leistenartig vor.

Wenn auch im ersten Abschnitt der Versuch, die Parameren als ein Sternit aufzufassen (und zwar als »8. Sternit«, wie es HARNISCH meinte), schon genügend widerlegt worden ist, so will ich doch, da gerade *Timarcha* für einen solchen Gedanken besonders verführerisch erscheint, noch darauf hinweisen, welcher Widerspruch aus der Auffassung des Synparamerit als eines »8. Sternites« und des Penis als eines »9. Sternites« notwendig entsteht. Wäre nämlich diese Annahme richtig, dann müßte sich der Penis oberhalb der Parameren befinden, so wie jedes weiter nach hinten folgende Sternit vorn oberhalb des vorhergehenden, dem Fernrohrsystem gemäß, eingefügt ist. Wir haben aber tatsächlich das Gegenteil vor uns, d. h. das Synparamerit befindet sich oberhalb des Penis. An und für sich ist das zwar für die vergleichend-morphologische Auffassung der Parameren im allgemeinen nebensächlich, weil nur ein Spezialfall, es ist jedoch wichtig für denjenigen, der etwa einen solchen Fall im genannten Sinne verwerten will.

2. Lina = Melasoma.

Der Bauchfortsatz dieser Gattung wurde schon oben an der Hand der Textfig. 6 zur Sprache gebracht, auch erwähnte ich bereits eingangs, daß bei *Lina* in dem Vorkommen von nur fünf abdominalen Stigmenpaaren am 1. bis 5. Ring ein sehr derivates Merkmal gegeben ist, durch welches im Verein mit andern, z. B. dem breiten und einheitlichen Processus intercoxalis, es von vornherein sehr verfehlt erscheint, diese Gattung zum Ausgang für phylogenetische Untersuchungen zu machen. Ein 6. Stigmenpaar ist noch durch kleine, kegelige, einen feinen Strang enthaltende Rudimente angezeigt (Textfig. 8 *rst*), funktionsfähig sind dieselben jedoch nicht mehr.

Diese Reste der 6. Stigmen beobachtete ich sowohl bei *Lina populi* als auch bei *L. tremulae* und *aenea*.

Auf Grund der Gattung *Lina* kehre ich nochmals zu den schon für Carabiden oben besprochenen Haarfeldern (Areae pilosae) zurück und betone, daß sich bei Chrysomeliden derselbe Gegensatz wiederholt, den ich oben auseinandergesetzt habe, nämlich völliges Fehlen der Haarfelder bei ungeflügelten Formen wie *Timarcha*, während sie bei Geflügelten stark entwickelt sind, so z. B. auch bei *Lina*.

Die Ausbildung der Haarfelder bei diesen und andern Chrysomeliden weicht jedoch in ihrer genaueren Beschaffenheit von denen der oben geschilderten Carabiden erheblich ab, denn

a) Die Haarfelder am 1. Tergit sind überhaupt nicht vorhanden, während

b) die Haarfelder am 6. und 7. Tergit im Gegenteil noch erheblich stärker, weil ausgedehnter sind. (Kleinere Haarfelder finden sich auch am 5. Tergit.) Ferner macht sich

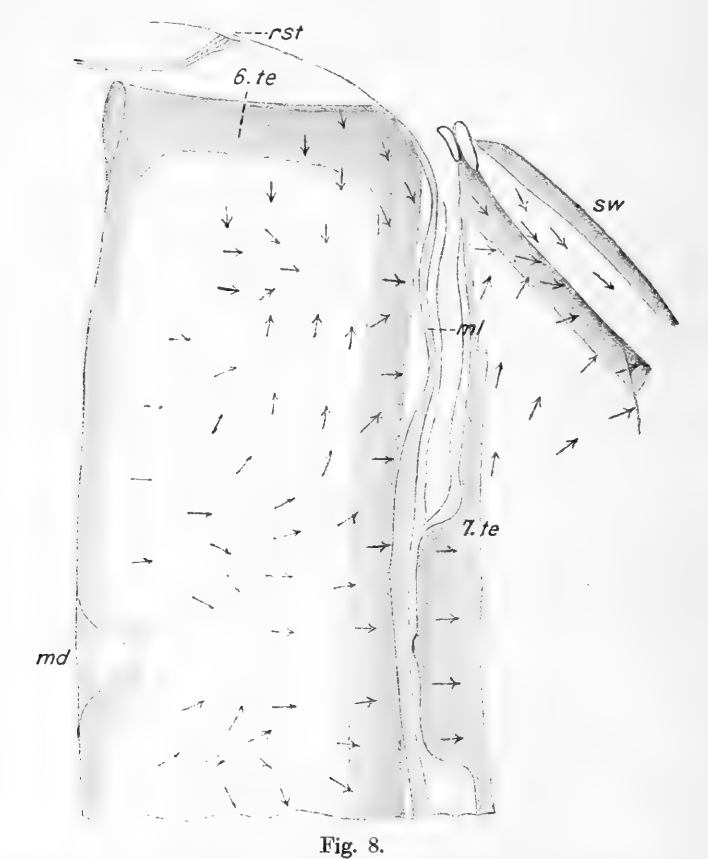


Fig. 8.

Lina populi, ♀. Die linke Hälfte des 6. und 7. Abdominaltergites von unten her gesehen, die Pfeile zeigen die Richtung der Haarspitzchen in den Haarfeldern an. *sw*, umgeschlagener Seitenwulst; *md*, Medianlinie; *rst*, rudimentäres Stigma. × 56.

c) im Bereich des 6. Tergites (Textfig. 8) insofern eine abweichende Anordnung der Härchen bemerklich, als dieselben nicht wie bei den obigen Carabiden (vgl. S. 160) fast alle nach hinten und innen gerichtet sind, sondern eine ausgedehnte Gegensätzlichkeit zur Geltung kommt, indem sich (wie in Textfig. 8 wieder durch Pfeile angedeutet wurde) in jeder Hälfte des 6. (und in geringerem Grade auch des 7.) Tergites eine starke äußere

Härchenflur nach innen und eine innere Härchenflur nach außen richtet.

Übrigens stimmen alle Härchen mit denen der Carabiden darin überein, daß sie niemals eine Flur bilden, deren Spitzen nach vorn gerichtet wären.

Die angegebenen Unterschiede in der Anordnung der Haarfelder harmonieren in wundervoller Weise mit dem verschiedenen Bau der Flügeldecken bei Carabiden einerseits und Chrysomeliden anderseits, im besonderen bei *Chlaenius* und *Lina*. Es ergibt sich das aus folgenden Überlegungen:

Die Elytren von *Chlaenius* sind schmal und lang und liegen dem Rücken ziemlich flach auf, während die Deckenspitze nur mäßig herabgekrümmt ist und das Hinterleibsende unbedeckt läßt.

Bei *Lina* dagegen sind die Elytren nicht nur verhältlich breiter und hinten mehr erweitert, sondern auch viel gewölbter, hinten viel mehr herabgekrümmt und umfassen das Hinterleibsende vollständig. Aus der hohen Wölbung der Elytren wird zunächst das Fehlen der Haarfelder am 1. Tergit begreiflich, denn sie verhindert, daß dieses Tergit als Antagonist der Decken wirken könnte, d. h. wenn die Flügel wieder unter die Decken eingezogen sind, reicht das 1. Tergit nicht so hoch herauf, um die Flügel pressen zu können. Desto energischer geschieht das durch die Haarfelder des 6. und 7. Tergites, welche vollständig und dicht unter dem letzten Teil der Elytren ausgedehnt sind und daher diesem gegenüber auf die Flügel als antagonistische Bürsten wirken können. Die Flügel werden eingezogen und dann ihr Spitzenteil umgebogen schon dadurch, daß sie zwischen Decken und Hinterleibsrücken geraten, aber sorgfältig und vollständig eingelegt werden sie erst durch den Druck der Haarfelderbürsten. Die Haarfelder am 5., 6. und 7. Tergit wirken in gleichem Sinne, ihre Ausdehnung entspricht der Breite der Elytren. Am 6. Tergit lassen die ausgedehnten Haarfelder seitwärts die Vorderhälfte frei, während sie innen fast zum Vorderrand reichen. Am 7. Tergit werden umgekehrt die Seiten fast ganz von den Haarfeldern eingenommen, während sie die Mitte (vom Vorderrand abgesehen) größtenteils frei lassen. Die kleinen und in der Mitte durch eine ziemlich breite Strecke getrennten, auch von den Seiten entfernt bleibenden Haarfelder des 5. Tergites sind auf dessen Hinterhälfte beschränkt und ihre Spitzen sind nicht gegensätzlich, sondern alle nach hinten und außen gerichtet.

Den Grund für die Gegensätzlichkeit der Haarfelder des 6. und 7. Tergites erblicke ich darin, daß die hauptsächlich in den

Randgebieten befindlichen nach hinten und innen gerichteten Haare den Rand der Flügel nach innen drängen in Übereinstimmung mit der äußeren Abschüssigkeit der Elytren, während umgekehrt die nach hinten und außen gerichteten Haare den Spitzenteil der Flügel nach außen drängen zu möglichst vollständiger Einfaltung. Demgemäß enthalten auch die den Rand nicht erreichenden Haarfelder des 5. Tergites vorwiegend nach außen gewendete Härchen. Daß sich, wie Textfig. 8 anzeigt, am 6. Tergit auch paramedian noch eine kleine Flur von schräg nach hinten und innen gewendeten Härchen vorfindet, erkläre ich mir dadurch, daß beim Einklappen der Flügel ein kleiner Teil derselben nicht unter der zugehörigen Decke Platz findet, sondern ins Bereich der andern überzugreifen bestrebt ist. Dieser Übergriff wird durch die Schräghärchen der Innenfluren möglichst verhindert.

Vergleichen wir schließlich nochmals die Haarfelder von *Lina* mit denen von *Chlaenius,* dann fällt hinsichtlich der Härchenrichtung auf, daß dieselben bei letzteren am 6. Tergit vorwiegend nach innen gerichtet sind, während umgekehrt bei *Lina* am 5. und 6. Tergit die Richtung nach außen entschieden überwiegt. Letzteres ergibt sich daraus, daß der hohen Wölbung der Elytren entsprechend dieselben nach außen desto stärker abfallen. Dieser äußere Abfall der *Lina*-Elytren drängt aber desto energischer die Flügel beim Einziehen nach innen. Diesem Drängen nach innen durch die Elytren müssen sich die Härchen der Haarfelder desto entschiedener durch ihre Stellung nach außen entgegensperren.

Auf die Haarfelder andrer Chrysomeliden will ich nicht näher eingehen, ich erwähne nur kurz, daß sich bei *Chrysomela menthastri* ebenfalls am 5. bis 7. Tergit Haarfelder finden, am 6. die Gegensätzlichkeit kaum zum Ausdruck kommt, während die Haarfelder am 7. sehr ausgedehnt sind. Bei *Agelastica alni* dagegen sind die Haarfelder auf das 5. und 6. Tergit beschränkt, wobei am 6. (in geringerem Grade am 5.) die für *Lina* beschriebene Gegensätzlichkeit der Haarspitzen sehr deutlich ausgeprägt ist. Das vollständige Fehlen der Haarfelder am 7. Tergit entspricht dem Umstande, daß dieses von den Deckenspitzen weniger vollständig umfaßt wird.

Für das Abdomen von *Lina populi* hat HARNISCH a. a. O. auf S. 71 folgende Formel aufgestellt:

$$\frac{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ \begin{matrix}8\\9\end{matrix}}{(1),\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6};$$

die hauptsächlichsten Fehler sind schon im vorigen besprochen worden.

Die richtige Formel für das männliche Abdomen ist folgende:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ (9)}{(2), 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ —\ —}.$$

(Man vgl. oben *Timarcha.*)

Hierzu sei noch des weiteren als Erklärung gegeben:

Die Tergite 1—8 entsprechen HARNISCHS Tergiten 2—9, weil sein angeblich »1.« Tergit zum Thorax gehört. Das wirkliche 9. Tergit ist ihm unbekannt geblieben. Tatsächlich ist es auch ein recht zartes, aber jederseits noch mit einigen Tastborsten besetztes, in zwei quere Streifen zerfallenes Plättchen (Taf. II, Fig. 37, 9.*te*). Daß es sich wirklich um Reste eines 9. Tergites handelt, geht sowohl aus der Lage dieser Gebilde neben dem After und unter dem 8. Tergit hervor, als auch aus dem Umstand, daß uns andre Formen wie z. B. *Timarcha* (Taf. II, Fig. 34) den Übergang zeigen zu deutlicheren Prägungen dieses Tergites. Bei *Timarcha* wies ich schon auf den Zusammenhang hin zwischen der Gabel (Spiculum dorsale) und dem 9. Tergit. *Lina* besitzt statt der Gabel einen von HARNISCH richtig beschriebenen, hufeisenförmigen Bogen (Taf. II, Fig. 37 *bo*), dessen Hinterenden auch hier durch einen feinen Strang mit den Resten des 9. Tergites verbunden sind. Freilich wurde dieser Bogen durch HARNISCH fälschlich als »7. Sternit« bezeichnet. Das wirkliche 7. Sternit ist natürlich das letzte der großen Sternite, welche den Bauchnapf bilden (Textfig. 6). Das 8. und 9. männliche Sternit fehlen vollständig, was eben der Ausgangspunkt für die unglücklichen Betrachtungen von HARNISCH geworden ist. Da aber, wie wir oben gesehen haben, das 8. Sternit bei den *Timarcha*-Männchen noch gut ausgeprägt, wenn auch schon abgeschwächst ist, so läßt es sich leichter verstehen, weshalb bei der noch weiter abgeleiteten Gattung *Lina* die Reduktion der hinteren Abdominalteile noch weiter gediehen ist.

Was nun das weibliche Abdomen von *Lina populi* betrifft, so zeigt auch dieses wieder ein etwas konservativeres Verhalten, soweit man von den fehlenden Resten eines 9. Tergites absieht:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ —}{(2), 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9};$$

das 8. Tergit ist einheitlich und sichelförmig gekrümmt. WANDOLLECK hat diese letzten Abdominalteile a. a. O. auf S. 552 im wesentlichen

richtig beschrieben und abgebildet, auch das 8. Sternit, welches ich in Taf. II, Fig. 35 nochmals zur Darstellung brachte, weil der mittlere Lappen (*ml*) von Harnisch in seiner Fig. 40 fälschlich zu einem besonderen Sternit gemacht worden ist. Tatsächlich geht aber dieser übrigens borstenlose Lappen ohne jede Grenze in das übrige Sternit über. Diese unrichtige Angabe H.s ist auch eine der vielen Konsequenzen falscher Grundanschauungen.

Das zweiteilige 9. Sternit besteht aus einheitlichen, aber nach vorn in einen langen Muskelstab ausgezogenen Hälften. Wenn Wandolleck die Styli als fehlend bezeichnet, so ist das zwar insofern richtig, als sich eigentliche abgesetzte Glieder nicht mehr vorfinden; trotzdem darf ein runder, heller Hof (Taf. II, Fig. 36 *x*) am Ende der Teilhälften um so eher als ein Überrest von Griffeln betrachtet werden, als in ihm einige Borsten eingefügt sind.

Die Parameren sind bei allen *Lina*-Arten in ihrem dorsalen Abschnitte verkümmert; d. h. ein Synparamerit ist gänzlich in Wegfall gekommen (Taf. II, Fig. 36 *pa*), eine Erscheinung, die sich in verschiedenen Coleopteren-Familien wiederholt, aber immer nur bei derivaten Formen. Es sind also nur die Paramerenschenkel übrig geblieben und diese sind, da ihnen der dorsale Anhalt fehlt, verbreitert und medianwärts zusammengedrängt. Sie dienen nur noch dem Muskelansatz.

Der Penis der Chrysomeliden zeigt im allgemeinen bei den von mir untersuchten Gattungen meistens eine Gestalt, welche an den der Carabiden erinnert, er ist also zur Seite herübergeneigt, stark ventralwärts eingekrümmt und zeigt eine leichte Asymmetrie. Am Vorderende treten auch wieder zwei Fortsätze auf für die Retractoren des Präputialsackes.

Bei *Timarcha*, wo ein Sattelwulst fehlt, sind die beiden Penisfortsätze, welche fast ein Drittel des mondsichelförmig gebogenen Penis ausmachen, lang und verschmälern sich nach vorn hin schnell. Bei *Lina* dagegen sind die schon von Harnisch treffend geschilderten Penisfortsätze kurz und abgerundet (Taf. II, Fig. 38 *mg*), ein Umstand, welcher damit zusammenhängt, daß sich bei dieser Gattung dorsal und quer über ihre Mitte eine Verdickung ausspannt, welche dorsal am breitesten ist, nach den Seiten und unten aber sich verschmälert (Taf. II, Fig. 38 *w*). Harnisch beschrieb sie als »Ringversteifung« und wies einen sie umfassenden, sehr starken »Ringmuskel« nach. Ich nenne diese Verdickung Sattelwulst, weil es sich nicht um einen Ring, sondern um einen sattelartigen, unten weit klaffenden

Bogen handelt. HARNISCHS Angabe, daß »es mitunter gelingt, die Ringversteifung mit abzuziehen« und »daß der Wulst eigentlich eine Verstärkung des Atriums ist«, kann ich nicht bestätigen. Der Sattelwulst ist lediglich die verstärkte Unterlage des sehr kräftigen Sattelmuskels. Ein »Abziehen« kann nur mit Gewalt geschehen, denn der Sattelwulst ist ein Bestandteil der Peniswandung und seine Abgrenzung gegen dieselbe keineswegs so scharf, wie das nach der Fig. 19 und 20 von HARNISCH scheinen könnte. Besonders deutlich begrenzt fand ich ihn bei *Lina tremulae*. Übrigens zeigt der Sattelwulst eine sehr feine Struktur aus zahllosen Fasern, welche alle der Zugrichtung des Sattelmuskels entsprechend quer verlaufen. Daß sich der Sattelwulst nicht isolieren läßt, sondern mit dem übrigen Penis fest verwachsen ist, konnte ich mit aller Deutlichkeit an durch Längsschnitte zerlegten und vom Präputialsack isolierten Penisstreifen feststellen.

Wie bei *Silpha* und den Carabiden mündet auch bei den Chrysomeliden der Präputialsack oben vor der Penisspitze (Taf. II, Fig. 38 *prp*). Oben vor dieser Mündung gibt es eine besondere Auszeichnung, über welche HARNISCH auf S. 26 folgendes schreibt: »Die Öffnung ist mit einer besonderen Verschlußklappe versehen, die dadurch entsteht, daß die Chitinwand des Penis von der Öffnung her rechts und links geschlitzt ist, so daß eine Zunge stehen bleibt. Diese ist wieder in der Mitte gespalten und ihre beiden Zipfel schlagen sich nach innen ein und berühren die gegenüberliegende Seite des Penis, so daß auf diese Weise ein Abschluß erreicht wird. Zwischen beiden Zipfeln spannt sich eine Zwischenhaut, die sich ins Innere des Penis fortsetzt.«

Nach meinen Beobachtungen sowohl an *Lina* als auch an mehreren andern Chrysomeliden-Gattungen kann von einer »Verschlußklappe« nicht die Rede sein. Zwar ist das Ende der »gespaltenen Zunge« tatsächlich mehr oder weniger nach unten eingekrümmt, ohne daß dadurch aber ein wirklicher Verschluß zustande käme. Diese Einkrümmung hängt lediglich mit dem größeren oder geringeren Zug des Präputialsackes zusammen. Die von HARNISCH beigegebene Tafel zeigt an der »Verschlußklappe« ein noch künstlich gesteigertes Maximum der Einkrümmung, während seine Fig. 21 meinen Beobachtungen insofern nicht entspricht, als die mediane Zwischenhaut der »Zunge« ebenso weit nach vorn reicht wie der »Schlitz« jederseits, dessen Länge einseitig beträchtlicher sein kann. Die größere Endhälfte des Penis erscheint oben (ähnlich dem schon besprochenen *Platynus dorsalis*,

Taf. II, Fig. 20) insofern rinnenartig ausgehöhlt, als die festere Wandung mit deutlich abgesetzten Rändern (Taf. II, Fig. 38) aufhört und das dorsale Zwischengebiet teilweise häutiger Natur ist und mehr eingesenkt liegt. In diesem dorsalen Hautfeld befinden sich jedoch zwei längliche festere Streifen (die »gespaltene Zunge«), welche ich Schutzläppchen nennen will. Die Schutzläppchen entsprechen aber der »Verschlußklappe« im Sinne von HARNISCH. Der von ihm gebrauchte Ausdruck »Schlitz« kann leicht zur Vorstellung führen, als ragten die Schutzläppchen (»Verschlußklappe«) frei nach hinten heraus. Dies ist durchaus nicht der Fall, vielmehr sind beide Schutzläppchen sowohl miteinander, als auch mit der festen Peniswandung durch häutige Felder verbunden, deren Dehnbarkeit schon durch die Runzeln oder Falten derselben bezeugt wird. Wie bei zahlreichen andern Coleopteren so ist auch bei *Lina* eine besondere »Verschlußklappe« ganz überflüssig, weil der erforderliche Verschluß schon durch die Falten des Präputialsackes bewirkt wird. Ein dorsaler Schutz dagegen ist notwendig, weil der Penis oben hinten eine zartere Wandung besitzt. Diese zartere dorsale Wandung aber ist eine Anpassung an den auszustülpenden Präputialsack. Der Blutdruck drängt denselben nicht nur nach hinten, sondern auch nach oben. Diesem Druck nach oben muß aber ein gewisser Widerstand entgegengesetzt werden. Durch die Einschaltung von zwei länglichen Schutzläppchen, die nur vorn mit der festeren Peniswandung zusammenhängen, wird bewirkt, daß je weiter nach hinten desto mehr der Präputialsack nach hinten und oben gedrängt wird. Diese Ausstülpung geht doch nur allmählich vor sich, beginnt aber mit dem in der Ruhelage hintersten Gebiet. Mit Rücksicht auf die Falten des Präputialsackes würde aber bei der Ausstülpung nicht der nötige Raum zur Verfügung stehen, wenn nicht ein Teil der Nachbarschaft der Mündung nachgiebig wäre. Bei verschiedenen Carabiden wird diese Nachgiebigkeit durch den oben besprochenen Mündungshof, bei *Silpha* (Taf. I, Fig. 9) durch die flankierenden Endlappen bewirkt, während bei *Lina* die Schutzläppchen wie zwei Flügeltüren nach oben und außen auseinander weichen (Taf. II, Fig. 38 *lo*). Der von ihnen als obere Deckplättchen gewährte Schutz muß also mit leichter Beweglichkeit verbunden sein, was nicht möglich wäre, wenn sie so kurz wären wie es in HARNISCHS Fig. 21 angegeben wurde. Auch könnten sie sich nicht auseinander biegen, wenn sie in der Mediane durch »Naht« verwachsen wären. Die federnde Spannung der Schutzläppchen erleichtert übrigens auch die Wiedereinziehung des Präputialsackes.

Bei *Lina longicolle* Suffr. (neuerdings *tremulae* F. genannt) kommt die Natur der Schutzläppchen als federnde Flügeltüren noch deutlicher wie bei *populi* zum Ausdruck, weil sie in zwei Abschnitte abgesetzt sind, zartere hinten, welche an die *populi*-Schutzläppchen erinnern und stärkere vordere, welche wulstig verdickte Innenränder besitzen, fast wie zwei abgerundete Trapeze gestaltet sind und in der Ruhelage sich in der Mediane berühren.

Interessant ist ein Vergleich mit *Timarcha*, zumal sich aus demselben mit noch größerer Bestimmtheit ergibt, daß eine »Verschlußklappe« nicht vorhanden ist. *Timarcha pratensis* besitzt nämlich ein

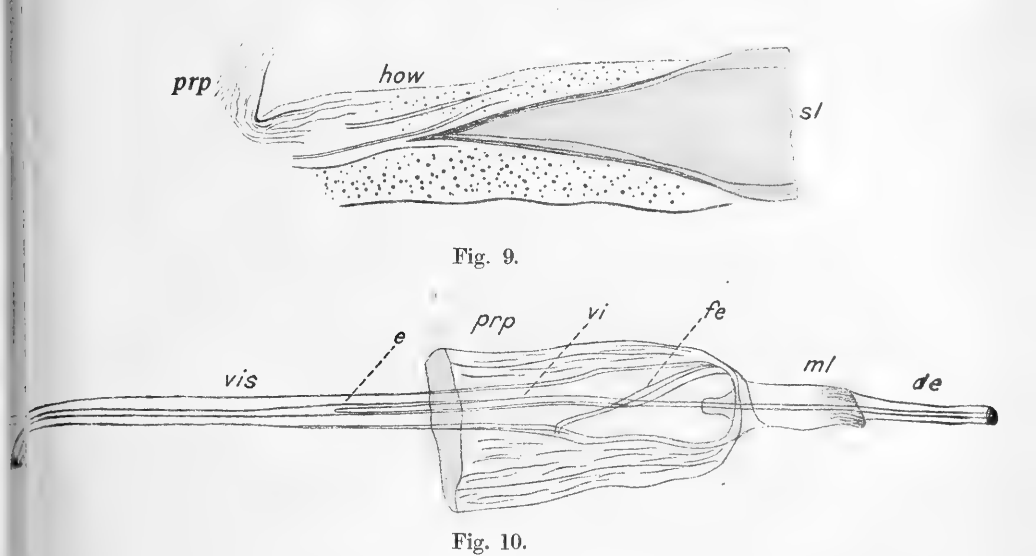


Fig. 10.

Timarcha pratensis, ♂. Fig. 9. Das von Haut umgebene, isolierte Schutzläppchen (*sl*) hinter der Mündung des Präputialsackes (*prp*). × 56. — Fig. 10. Das vorderste Stück des Präputialsackes (*prp*) mit dem einmündenden Ductus ejaculatorius (*de*), der Virga (*vi*), dem Virgaschlauch (*vis*) und dessen Fenster (*fe*). × 122.

unpaares Schutzläppchen, welches sich zudem noch nach hinten schnell verschmälert und spitz ausläuft. Textfig. 9 zeigt uns dieses dreieckige, jederseits von einem Hautfelde begleitete Schutzläppchen isoliert, während *prp* den Beginn des Präputialsackes anzeigt. Die Hautfelder werden von zahlreichen Poren verschiedener Größe durchsetzt. Es liegt aber auf der Hand, daß eine nach hinten so schmal auslaufende Zunge zu einer »Verschlußklappe« gänzlich ungeeignet ist.

Der Präputialsack der Chrysomeliden ist von sehr mannigfaltiger Gestaltung und in einigen Gruppen, besonders den Cryptocephalinen so verwickelt gebaut, daß es einer eigenen umfangreichen

Abhandlung bedürfte, um die wichtigsten Verhältnisse klarzustellen. In dieser Arbeit beschränke ich mich auf die Virga und die mit ihr zusammenhängenden Verhältnisse. In meiner Arbeit Nr. 6 über Endomychiden usw. 1895 habe ich auf S. 222 zunächst für *Lycoperdina bovistae* folgendes mitgeteilt: »Mit dem Eintritt in den Präputialsack hört der Ductus ejaculatorius als solcher auf. Es findet sich aber als seine Fortsetzung ein ... Rohr, das bis fast zur Mündung jenes vor dem Penisende reicht. ... Ich bezeichne diese Fortsetzung des Ductus ejaculatorius als Gerte oder Virga«. Im allgemeinen Teil heißt es ferner auf S. 267: »Um die Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius in den Präputialsack bemerkt man meistens eine stärkere oder schwächere, bald knotige, bald gabelige Verdickung, an welche sich der Präputialsackretractor ansetzt. Eine Virga-Bildung geht immer von der Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius aus. Es ist entweder ein Virgastab oder eine Virgaröhre. In letzterem Falle stellt die Virga eine Verlängerung des Ductus ejaculatorius über seine Mündungsstelle hinaus im Innern des Präputialsackes vor.«

Die Virgabildungen sind aber keineswegs auf die Coleopteren beschränkt, vielmehr habe ich sie als bei Dermapteren weit verbreitet erwiesen und verweise z. B. auf meinen 1. Aufsatz über diese Ordnung in Nr. 665 des Zoolog. Anzeigers 1902.

Innerhalb anderer Käfergruppen nenne ich die Gattung *Paussus*, für welche ESCHERICH 1898 eine Virga angegeben und abgebildet hat und zwar in seinem Aufsatz »Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus*«, Habilitationsschrift, bei Fischer in Jena 1898. Ob es sich hier wirklich um eine Virga handelt, kann ich allerdings nicht entscheiden, da ich *Paussus*-Männchen selbst noch nicht untersucht habe.

Obwohl nun die Chrysomeliden für das Studium von Virga-Bildungen recht geeignete Objekte sind, hat sich HARNISCH um meine einschlägigen Mitteilungen wiederum nicht gekümmert, sondern den ebenso überflüssigen wie unzweckmäßigen Ausdruck »Präpenis« eingeführt und zwar auf Grund der Gattungen *Lina*, *Plateumeris* und *Clytra*.

Bei Besprechung von *Lina* sagt HARNISCH auf S. 31 folgendes: »Im Grunde der nicht ausgestülpten Blase ist ein S-förmiges Chitinstück angebracht, dessen breite Basis ein Stück der Wand selbst bildet, während die Spitze hakenförmig frei in das Lumen hineinragt. Dieser Haken aber ist durchbohrt und bildet das Mundstück des Ductus ejaculatorius, der an seiner Basis in das Chitinstück eindringt.« ... »Da ich dieses Organ bei allen von mir untersuchten Käfern konstatieren konnte, die

keine Spermatophoren bilden, aber auch nur bei solchen und zwar immer an dem äußersten Ende des Copulationsapparates, so habe ich es als Präpenis bezeichnet.«

Letzteres gilt natürlich nur für den ausgestülpten Zustand. Aber auch in diesem Falle müßte es richtiger »Postpenis« heißen, wenn nicht überhaupt ein mit Penis zusammengesetzter Terminus zu Verwirrungen führte und auf Teile des eigentlichen Penis hätte Anwendung finden sollen, nicht aber auf einen Bestandteil des Präputialsackes. Für ein gewöhnlich im Penis lagerndes Organ die Bezeichnung »Präpenis« zu wählen, ist höchst unzweckmäßig. Daß nun aber Harnisch tatsächlich mit dem »Präpenis« die von mir als Virgae beschriebenen Bildungen gemeint hat, geht aus seiner Besprechung von *Plateumeris* und *Clytra* zweifelsfrei hervor.

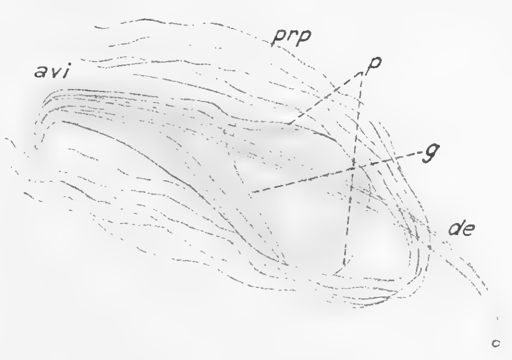


Fig. 11.
Lina tremulae Suffr., ♂ (*saliceti* Ws.). Vorderstes Stück d. Präputialsackes (*prp*) mit der Pseudovirga (*avi*) und dem sie durchziehenden Endstück des Ductus ejaculatorius (*de*). × 125.

Das erneute Studium der Virga-Bildungen hat mir die Einsicht gebracht, daß sich hier recht verschiedenartige Organausprägungen unterscheiden lassen, auf welche ich etwas näher eingehen will.

a) Die eigentliche echte Virga kommt dadurch zustande, daß sich der Ductus ejaculatorius, welcher am Vorderende des Präputialsackes eintritt, über die Einmündungsstelle hinaus als einfaches Rohr mehr oder weniger weit in denselben fortsetzt und frei in ihn hineinragt. Hierbei treten gewöhnlich an oder neben der Eintrittsstelle zum Ansatz der Retractoren dienliche, knoten- oder plattenartige Verdickungen auf, welche ich als Virgasockel (Podium virgae) hervorheben will. — Ein Beispiel für diese typische Virga liefert uns der im vorigen besprochene *Chlaenius spoliatus* (Taf. II, Fig. 31 *vi*), bei welchem sie doppelt S-förmig gewunden ist und mit einem kleinen Sockel beginnt. Typische Virgabildungen finden wir ferner bei verschiedenen Erotyliden.

b) Dagegen bezeichne ich als Pseudovirga den Zustand, für welchen uns *Lina tremulae* Suffr. (= *saliceti* Ws.) (Textfig. 11) ein Beispiel vorführt. Hier setzt sich nicht der Ductus ejaculatorius für sich allein

in den Präputialsack fort, sondern das ganze vorderste Gebiet des Präputialsackes ist nach hinten zurückgestülpt in den Präputialsack und erhält dadurch ein etwas trichterartiges Aussehen. Der Ductus ejaculatorius durchläuft das Innere dieser Pseudovirga und mündet an ihrem Ende. Während das weite Vorragen bei der echten Virga allein durch die Fortsetzung des Ductus ej. bewirkt wird, ist es hier ein Teil der Präputialsackwandung selbst, welche vorragt. Um dieser Pseudovirga die erforderliche Festigkeit zu geben, muß ihre Wandung natürlich eine Verdickung erfahren und so sticht sie durch ihre gelbliche Farbe lebhaft von dem hellen übrigen Präputialsack ab und dient gleichzeitig als Trageplatte für Retractoren. Diese plattenartige Verstärkung findet sich aber nur an einer Seite (p), während sich an der anderen schon in der Mitte (g) der Übergang in die Haut des Präputialsackes bemerklich macht[1].

c) Ein Virgaschlauch kommt zustande, wenn die Erscheinungen, welche ich unter a) und b) aufgeführt habe, vereinigt werden und zwar so, daß sich sowohl der Ductus ejaculatorius über seine Eintrittsstelle in den Präputialsack rohrartig in ihn hinein verlängert, als auch eine Einstülpung des Präputialsackes selbst erfolgt und zwar dicht neben der Ductus-Eintrittsstelle und diese begleitend. Als Beispiel für diese Vereinigung von Virga und Virgaschlauch nenne ich *Timarcha pratensis* (Textfig. 10). Der Beginn des Virgaschlauches wird durch ein von etwas verdicktem Rande umgebenes dreieckiges Fenster (f_2) bezeichnet, der Beginn der Virga aber durch einen kleinen Zapfen, welcher die Eintrittsstelle des Ductus ej. in den Präputialsack verstärkt. Virga und der sie umgebende Virgaschlauch ragen aber gemeinsam ins Innere des Präputialsackes (*vis*). Man kann deutlich das Ende (e) der eigentlichen Virga erkennen, welches sich weit vor dem Ende des Virgaschlauches befindet, so daß also dieser eine Fortsetzung der eigentlichen Virga enthält. — Was Harnisch auf seiner Tafel und in Abb. 27 (S. 32) als »Präpenis« von *Lina populi* beschrieben hat, gehört weder zu a), noch zu b) oder c), d. h. diese Art besitzt überhaupt keine Virgabildung, vielmehr ist das S-förmig gekrümmte Gebilde, welches H. in Abb. 27 zu stark herausragend zeichnete, lediglich eine sockelartige, aus parallelen Schichten bestehende, dem Retractorenansatz dienliche Verdickung, neben

---

[1] Auf S. 66 gab Harnisch eine Abbildung des ausgestülpten, anscheinend übermäßig durch künstlichen Druck aufgetriebenen Präputialsackes, an welchem die Pseudovirga wie ein kleiner, nach meiner Beobachtung viel zu dünn gezeichneter Haken erscheint.

welcher der Ductus ejaculatorius ausmündet. — Die Verschiedenheiten im Bau des Präputialsackes sind also bei den *Lina*-Arten in der Tat ganz beträchtliche und betreffen namentlich das Einmündungsgebiet des Ductus ejaculatorius und dessen Nachbarschaft.

Zwischen diesen drei hauptsächlichsten Typen der Virga-Bildungen gibt es vermittelnde Gestaltungen, die man erst versteht, wenn man sich über die vorgenannten Gegensätze Klarheit verschafft hat. Einen Übergang von a) zu c), d. h. von reiner Virga zu einer solchen mit Virgaschlauch haben wir z. B. bei der Gattung *Clytra*. Den »Präpenis« von *Clytra quadripunctata* beschrieb HARNISCH auf S. 60 und gab dazu 2 Abbildungen. Ich habe die sehr nahe verwandte *Clytra laeviuscula* untersucht, deren Virga sich nur durch das hakig umgebogene Ende unterscheidet. HARNISCH schreibt von *Clytra*, daß der »Präpenis« — »einen überaus zarten, elastischen Stachel bildet mit mikroskopisch feiner Spitze, der beinahe dieselbe Länge wie der Penis hat. Seine Basis ist in zwei Wurzeln gespalten.« Diese »Wurzelfortsätze« stellen den Virgasockel (Textfig. 12, *s*) dar. Derselbe ist jedoch nicht »gespalten«, sondern bildet eine einheitliche, aber muldenartig ausgehöhlte Platte (*fo*), durch deren Höhlung sich der Ductus ejaculatorius erstreckt, welcher vor seinem Eintritt in den Präputialsack bereits eine etwas verdickte Wandung aufweist (*s*1). Diese von HARNISCH als »Stachel« beschriebene Virga ist nun so aufzufassen, daß sich im Anschluß an den Sockel eine sehr schmale Einstülpung in den Präputialsack gebildet hat und die eigentliche Virga in derselben verläuft und an ihrem Ende als sehr feine aber deutliche Öffnung mündet. Daß dieser *Clytra*-»Stachel« wirklich eine von schwachem Virgaschlauch begleitete Virga vorstellt, kann man daran erkennen, daß sich neben der Virgaröhre noch ein schmaler Raum vorfindet (*vis*), welcher ganz allmählich

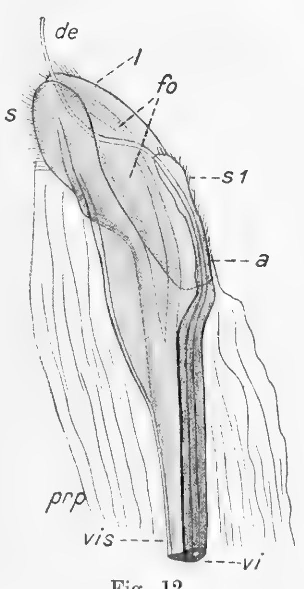


Fig. 12.

Clytra laeviuscula Rtz. ♂. Virgasockel mit Sehne (*s*, *s1*) und einer vom Ductus ejaculatorius durchzogenen Mulde (*fo*), an welche sich der Anfang der Virga (*vi*) und des Virgaschlauches (*vis*) anschließt, umgeben vom vordersten Stück des Präputialsackes (*prp*); *l*, die beiden Seitenlappen des Sockels. × 125.

gegen das Hinterende verschwindet, vorn aber zwischen der Sockelmulde und der Eintrittsstelle des Ductus ejaculatorius endigt[1].

Bei *Lachnaea sexpunctata* Scop. sind sowohl die Virga, als auch der Ductus ej. sehr verlängert, erstere ist recht fein, aber in der Hauptsache von typischer Bildung, nur im Anfang wird sie auf kurzer Strecke von einem Virgaschlauch begleitet, welcher von dem kleinen, muscheligen Sockel aus seinen Anfang nimmt.

In Taf. II, Fig. 38 habe ich die Copulationsorgane von *Lina aenea* zur Darstellung gebracht, um zu zeigen, wie sehr der Präputialsack von dem bei *L. populi*, *longicollis* und *tremulae* vorkommenden abweicht. Die fast halbkreisförmig gebogene Virga nebst Virgaschlauch (*vi*) reicht bei dieser Art fast bis zur Mündung des Präputialsackes und sitzt auf einer recht eigentümlichen Sockelbildung. Im vordersten Präputialsack erstreckt sich nämlich eine V-förmige Verdickung (*f*), deren Spitze einen Drehungspunkt für den Grund der Virga bildet. Als Gegenstück zu dieser V-förmigen Verdickung bemerkt man nämlich auf der anderen Seite des Präputialsackes, dicht neben der Eintrittsstelle des Ductus einen lappenartigen Anhang, an welchen ein Retraktormuskel angreift. Durch dessen Zug wird aber die Virga um die V-förmige Verdickung gedreht.

Schließlich sei noch kurz des sehr merkwürdigen Verhaltens der Gattung *Labidostomis* gedacht, indem sich sowohl bei *humeralis* als auch *cyanicornis* eine den ziemlich kurzen Penis ungefähr um das Vierfache an Länge übertreffende Virga vorfindet, welche eine vollständige Spiraldrehung in ihrem mittleren Abschnitt durchmacht. Diese Spiraldrehung beginnt erst außerhalb des Penis, wie denn überhaupt die längste Strecke dieser bis in den Mesothorax reichenden Virga außerhalb des Penis liegt. Merkwürdiger noch als diese extremen Längenverhältnisse ist der Umstand, daß der ganze Präputialsack in einen die Virga der ganzen Länge nach begleitenden Virgaschlauch umgewandelt ist, welcher deshalb auch hier besser als Präputialschlauch bezeichnet wird. Um die Mündung der Virga sind verschiedene verwickelt gestaltete Differenzierungen des Penis verteilt, welche ebenso wie der Präputialschlauch einer Führung der Virga dienlich sind.

Übrigens untersuchte ich noch mehrere andere *Donaciinen*-Arten,

[1] In seiner Fig. 53 hat es Harnisch so dargestellt, als wenn der Ductus ej. die Virga ganz ausfüllen würde. Demgegenüber verweise ich ausdrücklich auf Textfig. 12, aus welcher sich ergibt, daß sich neben der **Virga** (*vi*) noch ein schmaler **Virgaschlauch** (*vis*) hinzieht.

ohne bei einer derselben etwas zu finden, was HARNISCHs Fig. 47 und 49 entsprechen würde. Zum Vergleich wurde von HARNISCH ferner auf S. 56 *Plateumeris sericea* L. herangezogen. Seine Fig. 47 und 49 entsprechen aber weder der Wirklichkeit, noch gehören sie überhaupt zu *sericea*. Da es jedoch nur eine *sericea* gibt, liegt eine falsche Bestimmung vor. An anderer Stelle hoffe ich auf die Donaciinen zurückzukommen.

Hinsichtlich der Terminologie der Copulationsorgane sei kurz gedacht der Arbeit von TH. KERSCHNER über »Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparates von *Tenebrio molitor*«, Zool. Jahrbücher 1913, S. 337, weil in derselben auf S. 339 eine Übersichtstabelle gegeben wurde, in welcher auch ein Teil meiner Untersuchungen berücksichtigt worden ist. Der Verf. dieses Aufsatzes scheint nur *Tenebrio* untersucht zu haben, so daß ihm eigene vergleichend morphologische Gesichtspunkte fehlten. Aus seiner Fig. 31 geht hervor, daß er eine Virgabildung als Penis betrachtet hat, noch deutlicher bezeugt das ein Längsschnitt-Schema auf S. 364. Daher kann ich auch KERSCHNERs Homologisierung in seiner Tabelle, soweit es sich um Penis und Virga handelt, nicht zustimmen. Es ist bedauerlich, daß er in seiner sonst verdienstlichen und sorgfältigen Arbeit ein Objekt wie *Tenebrio* gewählt hat, welches doch vor seiner entwicklungsgeschichtlichen Benutzung erst einmal vergleichend-morphologisch hätte studiert werden müssen.

V. Über den Sipho der Coccinelliden und seine vergleichend-morphologische Auffassung (Siphonophora).

In der Arbeit Nr. 5 über das Abdomen der Coccinelliden habe ich u. a. den Beweis erbracht, daß sich innerhalb dieser Gruppe ein höchst eigenartiger Copulationsapparat vorfindet, welcher von dem aller übrigen Coleopteren ganz auffallend stark abweicht, während er innerhalb der Coccinelliden selbst einen im wesentlichen sehr einheitlichen Typus darstellt.

Das Abdomen der Coccinelliden besitzt verschiedene wichtige Eigentümlichkeiten, keine derselben ist jedoch so merkwürdig, wie dasjenige den Ductus ejaculatorius umschließende Organ, welches ich als Sipho beschrieben habe.

Auf S. 60 meiner Coccinelliden-Arbeit (1895) heißt es:

»Alle männlichen Coccinelliden besitzen einen Sipho. Derselbe ist anderen Coleopteren gegenüber ein neues Organ und zwar eine sehr kräftige, elastische Röhre und Körperausstülpung von größerer

oder geringerer Krümmung, entstanden von der Stelle aus, wo sonst der Ductus ejaculatorius in den Präputialsack einmündet. Natürlich ist der Ductus ejac. von dieser Stelle aus um ebenso viel verlängert als die Länge des Sipho selbst beträgt, denn der Ductus ejaculatorius durchzieht ihn seiner ganzen Länge nach und mündet an seinem Ende.«

»Der Sipho ist stets asymmetrisch gelagert, die Konkavität seiner Krümmung ist immer nach rechts gewendet. Von derselben Stelle, von wo nach außen hin der Sipho seine Entstehung genommen hat, ist nach innen die Siphonalkapsel ausgebildet worden, welche ebenfalls vom Ductus ejaculatorius durchzogen wird.«

»Die Hautröhre, welche bei anderen Coleopteren als Präputialsack bezeichnet wird, nenne ich hier, ihrer veränderten Funktion entsprechend, Siphonalhaut. Siphonalhaut und Präputialsack sind homolog. Die Siphonalhaut trennt durch ihre ringartige Verwachsungsstelle mit dem Sipho diesen (im engeren Sinne) von der Siphonalkapsel«...

»Durch die Siphonalhaut, welche als Homologon des Präputiums auch den Penis innen auskleidet, wird dieser mit dem Sipho verbunden. Die Siphonalhautröhre ist ein Futteral für den Sipho und bis zu einer gewissen Grenze aus- und einstülpbar, um das Vor- und Rückziehen des Sipho zu gestatten.«

Trotz dieser und zahlreicher anderer Mitteilungen über den Sipho, für den ich auch genug erläuternde Abbildungen beigebracht habe, behauptet Harnisch fälschlich auf S. 32 a. a. O., daß die von ihm als »Präpenis« bezeichnete Virgabildung »mit dem Stück identisch«(!) sei, welches »Verhoeff (1895) bei den Coccinelliden als Sipho« beschrieben hat. Dem entspricht auch die S. 83 beigebrachte unrichtige Tabelle von Harnisch.

Im Anschluß an die im vorigen Abschnitt über Chrysomeliden besprochenen verschiedenen Typen der Virgabildungen möchte ich, um Verwechselungen von Virga (s. lat.) (= »Präpenis«) und Sipho in Zukunft möglichst zu verhindern, folgendes hervorheben:

Stellen wir uns vor, daß sich der Sipho, die Siphonalkapsel und Siphonalhaut so weit verkleinern, daß sie vollständig im Penis Platz finden und gleichzeitig dieser, welcher bekanntlich bei den Coccinelliden dorsal vollkommen aufgespaltet ist, daselbst wieder abgeschlossen wird in der bei den meisten andern Käfern üblichen Weise, dann kommen wir schließlich auf einen Zustand, welcher dem der im vorigen besprochenenen Pseudovirga ähnlich wird. Umgekehrt

betrachtet heißt das also, daß wir uns den Sipho primär als aus einer vergrößerten Pseudovirga hervorgegangen vorstellen können. Da der Ductus ejaculatorius im Innern des Sipho frei entlang läuft, kann eine Homologisierung mit der echten Virga überhaupt nicht in Betracht kommen.

Wenn es nun auch vorstellbar ist, daß der primäre Vorläuferzustand des Sipho und seiner Korrelationen im wesentlichen einer Pseudovirga entsprochen hat, so ist er doch sekundär von diesem morphologischen und phylogenetischen Ausgangspunkt so weit abgekommen, daß der tatsächliche Zustand des Coccinelliden-Sipho eine einfache Homologisierung nicht mehr gestattet, noch viel weniger kann von einem »identisch« die Rede sein. Wir haben nämlich zu berücksichtigen, daß

1. der Sipho nach Gestalt, Lage und Beziehungen zu den Nachbarorganen vergleichend-morphologisch innerhalb der Coleopteren ein Novum darstellt und zwar

a) der Gestalt nach, weil er das Aussehen eines Penis angenommen hat und auch physiologisch ein solcher ist, ohne es vergleichend-morphologisch zu sein,

b) der Lage nach, weil er mit der Siphonalkapsel ganz aus dem Bereich des Penis und der Parameren herausgerückt ist nach vorn in die Leibeshöhle,

c) der Beziehungen zu den Nachbarorganen nach, die sich insbesondere in der von mir 1895 besprochenen Muskulatur zeigen, welche zwischen Siphonalkapsel, Basalplatten, Trabes und Spiculum ausgespannt ist.

2. hat der Penis sein typisches Inneres ganz eingebüßt, ist dorsal aufgespalten und der sonst mit verschiedenen Auszeichnungen, wie Höckerchen, Wärzchen, Haaren, Zähnchen u. a. ausgestattete Präputialsack hat den Charakter einer einfachen, strukturlosen Verbindungshaut angenommen. Der Penis hat überhaupt einen vollständigen Funktionswechsel erfahren, d. h. er ist in eine Führungsrinne für den Sipho umgewandelt worden.

3. Die Trabes ist als ein Penisfortsatz zu betrachten, stellt aber ebenfalls insofern ein Novum dar, als sie nicht nur eine außerordentliche Größe, sondern auch vor allem dadurch eine Selbständigkeit erhalten hat, daß sie sich leicht um ihre Ansatzstelle zu drehen vermag.

4. kommt die originelle und von den Virgabildungen abweichende Natur des Sipho dadurch besonders auffallend zum Ausdruck, daß an seinem Ende ein sekundärer Präputialsack auftreten kann, wie

z. B. bei *Coccinella septempunctata* oder bisweilen auch ein Flagellum, wie bei *Halyzia octodecimguttata.*

5. verdient der Sipho auch insofern als ein ganz eigenartiger Bestandteil der Copulationsorgane hervorgehoben zu werden, als er in seiner natürlichen Lage einerseits vorn weit über Penis und Parameren hinausgreift, anderseits aber doch in der Penisrinne eingelagert ist. —

In meiner Coccinelliden-Arbeit 1895 habe ich für diese Gruppe die höhere systematische Kategoie der Coleoptera-Siphonophora aufgestellt, welche Kolbe in seinen vergleichend-morphologischen Untersuchungen an Coleopteren a. a. O. 1901 nicht anerkannt hat, und zwar schreibt er auf S. 141 folgendes »Verhoeff stellt die Coccinelliden als Siphonophora, weil sie einen Sipho, d. h. ein rohrförmiges, vom Ductus ejaculatorius durchzogenes und hinten in den Penis übertretendes Gebilde besitzen, allen übrigen Coleopteren, die er als Asiphona bezeichnet, da ihnen dieses siphoartige Gebilde nicht zukommt, gegenüber. Wie mir nach diesem Vorgange scheint, bilden die Coccinelliden eine terminale Gruppe am Ende einer großen Abteilung zahlreicher Coleopterenfamilien. Aus andern Gründen habe ich sie bereits an das Ende der Anchistopoden gestellt. Als terminale Gruppe hat sich die eigenartige Familie selbständig entwickelt, aber dennoch Berührungspunkte mit vorhergehenden Familien nicht verloren.«

Zu seinen Anchistopoden stellt aber Kolbe[1], ohne meine einschlägigen Arbeiten, namentlich Nr. 6, zu berücksichtigen,

A. die Languriiden, Erotyliden, Phalacriden, Prioniden, Cerambyciden, Bruchiden und Chrysomeliden,

B. die Endomychiden und Coccinelliden.

Diese Gruppenauffassung muß ich auf Grund meiner Studien, bei welchen gerade die Endomychiden eingehend berücksichtigt wurden, als unhaltbar verwerfen. In Kolbes Gruppierung wirkt noch immer das alte künstliche Tarsensystem nach, wie denn auch die

---

[1] In seinem teilweise veränderten System von 1908 (Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, Bd. XIII, S. 391) findet sich als »*Anchistopoda*« eine noch gemischtere Gesellschaft wie 1901 und zwar die Familienreihen Clavicornia und Phytophaga, von denen ich nur die letzteren für eine natürliche Einheit halte. Übrigens unterliegt es keinem Zweifel, daß Kolbe verschiedene neue und wertvolle Gesichtspunkte für die schwierige Gruppensystematik der Coleopteren beigebracht hat.

vorgenannten Familienreihen A und B ganz künstlich nur nach den Tarsen unterschieden wurden[1]. Was sind aber diese einfachen Tarsenmerkmale gegenüber den zahlreichen und meistens viel verwickelteren Organisationsverhältnissen der Abdomina!

Fraglos stellen Penis und Sipho der Coccinelliden ausgesprochen derivate Organe vor. Da sie aber in dieser Gruppe so einheitlich auftreten und weit von allen andern Coleopteren abweichen, müssen sie schon sehr frühzeitig einen eigenen Entwicklungsweg eingeschlagen haben. Wichtige Tatsachen aber, welche mit jenen originellen Merkmalen verbunden auftreten, sind

1. der primitive Bau der zweigliedrigen, stark entwickelten Parameren,

2. aber besonders die ursprüngliche Gliederung des Abdomens, für welches bei den Weibchen folgende Formel gilt[2], die übrigens bei einigen Formen auch für die Männchen zutrifft:

$$\frac{1,\ 2,\ 3,\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9,\ 10}{-\ \underbrace{2,\ 3,}\ 4,\ 5,\ 6,\ 7,\ 8,\ 9,\ -}.$$

Die Gliederung des Coccinelliden-Abdomens ist mithin so primitiv, daß sie hierin nur noch von wenigen Familien (z. B. den Silphiden) übertroffen werden. Dieser Umstand verdient aber um so mehr Beachtung, als er in Verbindung mit einem ungewöhnlich gedrungenen Körper, daher auch kräftig ausgebildeten Processus abdominalis auftritt.

3. fehlt dem Weibchen (mit Ausnahme der abgeleiteteren Gattung *Lithophilus*) nicht nur ein ausgesprochener Legeapparat, sondern sie haben sich auch die einfachsten Genitalsternithälften erhalten.

4. weise ich besonders auf das 2. Abdominalsternit hin, welches mehr oder weniger in zwei dreieckige Hälften zerfallen ist und an der äußerlichen Abdominalwand Anteil hat. Hierin zeigt sich also

[1] Beiläufig sei bemerkt, daß sich unter Kolbes Anchistopoden-Abteilung A mit fünfgliedrigen, aber »pseudotetrameren Tarsen« auch Formen finden, welche typisch fünfgliedrige, also nicht pseudotetramere Tarsen besitzen, z. B. *Dacne* (= *Engis*).

[2] In meiner Coccinelliden-Arbeit schrieb ich auf S. 58 unter 23, daß das 9. männliche Sternit »als deutliche Platte nie erhalten geblieben« sei. Deshalb ergänze ich diese Mitteilung dahin, daß bei *Epilachna*-Männchen noch zwei ziemlich große, rundliche und entschieden getrennte, mit vielen Tastborsten besetzte Sternithälften erhalten geblieben sind.

eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den Carabiden, die um so beachtenswerter ist, als auch die Mehrzahl der Coccinelliden räuberische Lebensweise führt. —

Der Bauchnapf wird bei Coccinelliden und Carabiden übereinstimmend durch das 2. bis 7. Sternit gebildet. Während er bei den letzteren mit Rücksicht auf den Processus abdominalis primitiver gebaut ist, haben die ersteren durch das (dem 4. gegenüber) selbständig gebliebene 3. Sternit eine ursprünglichere Bildung bewahrt. Die männlichen Coccinelliden zeigen sich durch sehr gut ausgeprägtes 9. und 10. Tergit sogar primitiver organisiert als viele männliche Carabiden, denen diese Tergite fehlen, wie oben genauer besprochen worden ist[1].

Es können also die Coccinelliden als eine »terminale Gruppe« in dem Sinne, daß sie von irgend einer der andern Familien, welche Kolbe zu seinen Anchistopoden gestellt hat, abzuleiten wären, nicht aufgefaßt werden. Die ihnen immerhin noch am nächsten stehenden Endomychiden weichen von ihnen ganz wesentlich dadurch ab, daß außer der längst bekannten differenten Insertion der Antennen das 9. männliche Sternit meistens einen ventralen Bogen besitzt, seltener einen zu einem Spiculum gastrale zusammengedrängten, selten auch fehlt der Bogen, aber nie ist ein einheitliches, unpaares Spiculum gastrale gegeben (wie bei den Coccinelliden). Die Parameren sind niemals zweigliedrig, weil selbständige Paramerite immer fehlen. Der Penis enthält ständig in gewohnter Weise einen Präputialsack, in welchen vorn der Ductus ejaculatorius eintritt. Die rinnenartige Aufschlitzung des Penis ist also ebensowenig vorhanden wie eine selbständige Trabes. Ein Sipho kommt niemals vor.

Die Anchistopoden sind zweifellos keine natürliche Einheit, vielmehr in vier Superfamilien zu zergliedern, von denen eine, die Phytophaga, den Rhynchophoren Kolbes teils ebenso nahe teils noch näher steht als den übrigen Anchistopoden, womit zugleich ge-

[1] Kolbe schreibt 1908, S. 155 in »Mein System der Coleopteren« folgendes: »Das ist nun das wichtige Resultat unserer Untersuchungen, daß in der Oberabteilung der Symphyogastren, welche den ganzen umfangreichen Rest der Coleopteren umfaßt, die Fünfzahl der ventralen Halbringe des Abdomens im großen ganzen zum Gesetz geworden ist, das nur in einigen auf tiefer Organisationsstufe stehenden Gruppen und Gattungen nicht erreicht worden ist.« — Abgesehen davon, daß hier von »Gesetz« überhaupt keine Rede sein kann, sondern bestenfalls von Regel, führt Kolbe seine Auffassung der Coccinelliden nach dem, was ich über deren Bau hervorgehoben habe, hiermit ad absurdum.

sagt ist, daß ich in den Rhynchophoren zwar in Übereinstimmung mit KOLBE eine derivate und hochstehende Gruppe erblicke, nicht aber eine Coleopteren-Gruppe ersten Ranges. Über die Adephaga als selbständige Unterordnung kann jetzt kein Zweifel mehr bestehen, aber es empfiehlt sich (mindestens vorläufig) alle übrigen Coleopteren als zweite Unterordnung Heterophaga oder Polyphaga vereinigt zu lassen, wie das auch von KOLBE 1908 geschehen ist. Ob eine ausgedehntere Gruppe *Asiphona* Verh. (innerhalb der Heterophaga) zweckmäßig ist, will ich dahingestellt sein lassen.

Hinsichtlich der Superfamilien, in welche die Heterophaga zu gliedern sind, stimme ich mit KOLBE überein in der Auffassung der Staphylinoidea und Lamellicornia (= Actinorhabden), während ich die »Heterorhabden« für eine unnatürliche, aber noch nicht genügend geklärte Mischgruppe ansehe. Statt der Anchistopoda + Rhynchophora setze ich folgende Superfamilien:

I. Erotyloidea, II. Endomychoidea (beide von mir behandelt in meinem Aufsatz Nr. 6).

III. Phytophaga (Cerambyciden, Prioniden, Bruchiden, Chrysomeliden).

IV. Rhynchophora, mit engen Beziehungen zu den vorigen. Sowohl bei Superfamilie Phytophaga als auch Rhynchophora gibt es zahlreiche phylogenetische Abstufungen ausgeprägterer Art und auch in beiden treffen wir starke abdominale Rückbildungen, so daß die derivate Natur in viel höherem Grade als bei den Coccinelliden bemerklich wird[1].

V. Siphonophora (Coccinelliden und Lithophiliden).

Eine hervorragende Eigentümlichkeit der Siphonophoren ist in der Kniegelenkblutung gegeben. Mag dieselbe auch vereinzelt bei andern Gattungen, wie *Endomychus* und *Timarcha* auftreten, so ist doch zu berücksichtigen, daß solche Ausnahmen in noch größerer Zahl bei der Verwertung der Tarsengliederung in Betracht kommen.

Die Siphonophoren unterscheiden sich also von sämtlichen vier übrigen Superfamilien durch mehrere abdominale Organe (Penis, Sipho, Parameren, Trabes u. a.) von Nr. II außerdem durch die Antennen, von Nr. I und III außerdem durch die Tarsen, von Nr. IV außerdem durch die Kopfgestaltung.

Die Trabes allein findet sich noch außerhalb der Siphonophoren

---

[1] Für Chrysomeliden sind im vorigen genauere Belege beigebracht worden.

und zwar bei den Erotyliden und Dacniden, es ist mit ihr jedoch keines der andern charakteristischen Abdominalorgane der Coccinelliden vereinigt.

Pasing bei München, im Februar 1916.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1 und 2. *Silpha obscura* L. ♂.

Fig. 1. Das 2. und 3. und ein Rest des 1. Sternit von oben gesehen, schwach vergrößert. *h* Ventralphragma, Andeutung des intercoxalen Fortsatzes, *i* Intersegmentalhaut, *p* umgeschlagener Seitenrand.

Fig. 2. Einer der beiden Reste (*r*) des 1. Sternites und das angrenzende Stück des zweiten. *i* Intersegmentalhaut. × 56.

Fig. 3. Halb schematische Seitenansicht des Abdomens einer männlichen *Silpha*, Tergite und Sternite fortlaufend beziffert. *P* Penis, *Pa* Parameren, *ar* Paramerenbogen.

Fig. 4 und 5. *Silpha atrata* L. ♀.

Fig. 4. Das 9. Abdominalsegment und 10. Tergit von oben gesehen und durch Auseinanderbiegen übersichtlicher angeordnet. *te* Tergit, *9.sa* Vorderabschnitt. *9.sp* Hinterabschnitt des 9. Sternites. × 10.

Fig. 5. Rechte Hälfte des 9. Abdominalsegmentes von unten her dargestellt. *g* Gelenk zwischen dem unteren Teil des 9. Tergites (*9.te*) und dem vorderen Abschnitt (*9.sa*) des 9. Sternites; *sty* Stylus. × 56.

Fig. 6 und 7. *Silpha obscura* L. ♂.

Fig. 6. Der ganze Copulationsapparat von oben gesehen. × 10. *ba* bogige Basalplatte; *pa 1* vorderer, *pa 2* hinterer Abschnitt der Paramerite; *ar* Paramerenbogen; *prp* vorderer, *prp 1* mittlerer, *prp 2* hinterer Abschnitt des Präputialsackes; *lo* Retractorenplatte mit Verstärkungsleiste *pr*; *de* Ductus ejaculatorius.

Fig. 7. Das 9. Abdominalsegment ausgebreitet und von oben gesehen. × 10.

Fig. 8 und 9. *Silpha sinuata* F. ♂.

Fig. 8. Das 9. Abdominalsegment und 10. Tergit in natürlichem Zusammenhang von oben gesehen. *bo* endoskelettaler Bogen; *lo* übereinander greifende untere Lappen des 9. Tergites. × 10.

Fig. 9. Hinterende des Penis, durch eine Naht (*x*) vom Hauptteil abgesetzt, ein Spalt trennt die beiden flankierenden Endlappen (*y*). × 56.

Fig. 10 und 11. *Silpha obscura* L. ♂.

Fig. 10. Die isolierten und von oben gesehenen Parameren, welche sich mit den Rändern *a* an den Penis anschließen. *b* Gelenkstelle zwischen der bogigen Basalplatte und den Hauptteilen (*pa* 1 und 2). × 12.

Fig. 11. Hinterer, bezahnter Abschnitt des Präputialsackes. × 125.

Fig. 12. *Silpha sinuata* ♂. *prp* vorderster Abschnitt des Präputialsackes mit dem einmündenden Ductus ejaculatorius (*de*). × 56. *a* eine Gruppe von

Zäpfchen desselben. × 220. *b* eine Gruppe von Spitzen aus dem mittleren Abschnitt des Präputialsackes. × 220.

Fig. 13 und 14. *Silpha obscura* ♂.

Fig. 13. Retraktorenplatte (*lo*) mit Verstärkungsleiste *pr* freipräpariert, um die natürliche Verbindung mit der Peniswand *p* zu zeigen. × 125.

Fig. 14. Mosaikartige Zellstruktur aus der Intersegmentalhaut hinter dem 6. Sternit. × 220.

Fig. 15 und 16. *Aptinus bombarda* Ill. ♂.

Fig. 15. Das 2. bis 4. Abdominalsternit von oben (innen) gesehen. *ac* die beiden Gelenkgruben (acetabula) für die Hinterhüften. × 10.

Fig. 16. Der intercoxale Fortsatz am Bauchgrunde und die benachbarten Gebiete des 2. und 3. Sternites von oben her dargestellt. *ml* Muskelleiste zwischen den beiden Sterniten; *mlx* Abschnitt derselben im Bereich des intercoxalen Fortsatzes, dessen vorderster Abschnitt (*pr*) durchschimmert, innen aber einen dreieckigen Eingang (*tri*) in seine taschenartige Einstülpung besitzt; *ac1* vorderer, *ac2* hinterer Abschnitt der Acetabula. × 56.

Fig. 17. *Carabus granulatus* L. ♂. Linke Drüsenplatte mit dem Hinterende des hinteren Bogens (*hbo*), dem Seitenlappen des 9. Tergites (*9.te*), dem Endabschnitt des Wehrdrüsenschlauches (*dr*) und dessen Mündung (*oe*) von unten gesehen. *dpa* äußerer, *dpi* innerer Rand der Drüsenplatte. × 125.

Tafel II.

Fig. 18—20. *Platynus dorsalis* Pont. ♂.

Fig. 18. Das mittlere Gebiet des 2. und 3. Sternites von unten gesehen. *h* Haut vor den Gruben (*ac*) der Hinterhüften; *ml* Muskelleiste an der Grenze der beiden Sternite. × 10.

Fig. 19. Der intercoxale Fortsatz und die an ihn angeschlossene Muskelleiste (*ml*) von oben (innen) her dargestellt. × 56.

Fig. 20. Copulationsapparat mit ausgestülptem Präputialsack (*prp*) von oben gesehen. *pas* linkes, *pad* rechtes Paramerit; *pfi* Penisrinne; *o* Öffnung; *prs* linker, *prd* rechter Fortsatz des Penis. × 56.

Fig. 21 und 22. *Platynus dorsalis* ♀.

Fig. 21. Das 10. Tergit (*10.te*) und die linke Hälfte des Genitalsegmentes ausgebreitet. *g1*, *g2*, Gelenke des 9. Tergites mit den Nachbarteilen. × 10.

Fig. 22. Endhälfte der 9. Sternithälfte mit ihrem Grabstylus (*sty*). × 125.

Fig. 23 und 24. *Carabus cancellatus* Ill.

Fig. 23. Der Bauchfortsatz und seine Nachbarschaft von innen (oben) gesehen. *l* die Seitenleisten; *ml* Muskelleiste; *no* Knopf des Bauchfortsatzes; *fo* Grube zwischen den Seitenleisten; *ac 1* vorderer, *ac 2* hinterer Abschnitt der sternalen Gelenkflächen; *su* durchschimmernde äußere Naht. × 56.

Fig. 24. Einer der beiden Höcker am Knopf des Bauchfortsatzes. × 220.

Fig. 25. *Platynus dorsalis* ♀ zweiteiliges 8. Sternit. *h* sein Hinterrand; *lo* die Vorderlappen. × 56.

Fig. 26—30. *Carabus granulatus* L.

Fig. 26. Die isolierten Parameren, von unten und außen her dargestellt. *ba* bogige Basalplatte; *h* Genitalhaut; *pas* linkes, *pad* rechtes Paramerit. × 20.

Fig. 27. Endabschnitt des rechten Paramerites mit dem Fingerfortsatz (*di*). × 56. *b* eine Gruppe von Tastbörstchen am Grunde des letzteren. × 220.

Fig. 28. Grundabschnitte beider Paramerite nebst Basalplatte (*ba*). × 56.

Fig. 29. Linkes Paramerit von unten und außen gesehen, ohne den Endfortsatz und ohne den Grundabschnitt. *l* Schrägleiste; *h* Genitaltaschenhaut. × 56.

Fig. 30. Hinterster Abschnitt des Ductus ejaculatorius (*de*) und vorderster des Präputialsackes. *e* Einmündungsstelle des Samenweges in den letzteren; *h* behaarte Läppchen gegenüber der Einmündungsstelle; *w* Wülste und Wärzchen; *f* Längsfalten. × 56.

Fig. 31. *Chlaenius spoliatus* Rossi. Der Copulationsapparat in natürlicher Lage von oben her gesehen. *h* knopfartige Spitze und *pr* Fortsatzlappen des Penis; *prp* Mündungsstelle des Präputialsackes; *vi* dessen Virga; *pas* linkes, *pad* rechtes Paramerit. × 20.

Fig. 32 und 33. *Timarcha pratensis* Duft. ♀.

Fig. 32. Beide Genitalsternithälften (abnormerweise asymmetrisch gebildet) und die rechte Hälfte des 9. und 10. Tergites von oben gesehen; letztere sind nach außen gelegen. *9.to* nach oben umgeschlagener Lappen des 9. Tergites; *pr* Muskelfortsätze der Genitalsternite. × 70.

Fig. 33. Endhälfte der linken Genitalsternithälfte nebst Stylus (*sty*) von unten gesehen. *9.sp* hinterer, *9.sa* Teil des vorderen Abschnittes; *g* gelenkige Einschnürung. × 125.

Fig. 34. *Timarcha pratensis* ♂. Das große 8. Tergit und die unter seiner Vorderhälfte versteckten kleinen Sklerite. *9.te* die fingerförmigen Hälften des 9. Tergites; *8.s* schmale Spange des 8. Sternites mit kurzem Spiculum ventrale (*sv*). Das gabelige Spiculum dorsale (*sd*) ist mit den Hälften des 9. Tergites verbunden. × 56.

Fig. 35 und 36. *Lina populi* L. ♀.

Fig. 35. Das 8. Sternit und seine Verbindungshaut. *z* Muskelzapfen; *ml* Mittellappen. × 56.

Fig. 36. Die Hälfte des Genitalsternites (*9.s*) nebst Vaginalklappe (*vg*) von oben gesehen. *xx* Reste von Griffeln. × 56.

Fig. 37 und 38. *Lina aenea* L. ♂.

Fig. 37. Das 8. Tergit (*8.te*), Reste des 9. Tergites, Genitalsegmentbogen (*bo*) und Enddarm von unten her dargestellt. × 56.

Fig. 38. Copulationsorgan von der Seite und oben gesehen. *de1* dünnes, *de2* Ende des dicken Abschnittes des Ductus ejaculatorius; *ppr* Vorderpenis; *mg* die beiden Unterränder desselben; *w* Sattelwulst; *pa* Paramerenrest; *prp* Mündung des Präputiums; *k* Höcker neben der Einmündung des Ductus ejaculatorius in jenes; *f* Gabel am Präputialsackvorderende, welche den Grund der Virga (*vi*) stützt, Penisläppchen (*lo*) über der Mündung des Präputiums. × 56.

Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret.

Zweiter und letzter Teil.

Von

Hans Blunck,
Assistent an der Biologischen Reichsanstalt.

Mit 3 Figuren im Text und 5 Kurven auf Tafeln III—VI.

Die nachstehenden Ausführungen schließen sich dem unter gleichlautendem Titel in dieser Zeitschrift 1912 veröffentlichten Artikel an und sind der biologischen Seite des damals vom morphologischen Gesichtspunkt aus behandelten Themas gewidmet. Die histologische Natur der Drüsen hat seither durch CASPER (1913) eine glückliche Bearbeitung gefunden. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auch auf HOLSTES Arbeit (1910) aufmerksam machen, der gleichzeitig mit mir in Marburg gearbeitet hat. HOLSTE hat damals bereits die Drüsensäcke im Prothorax richtig beobachtet, ihre Innervierung vom Prothoracalganglion beschrieben, dürfte aber insoweit im Irrtum sein, als er annimmt, daß das milchige Secret auch in den sternalen Partien des Prothorax produziert wird. »Produziert wird dieser Saft im ganzen Prothorax überall da, wo zwischen den Muskeln und der Chitindecke Lücken bleiben. Erwähnt wurden schon die Drüsenteile, die das Sternum erfüllen« (S. 441). Demgegenüber möchte ich daran festhalten, daß das milchartige Secret des Gelbrands einzig und allein von den Drüsenzellen gebildet wird, welche den beiden dorsalen Drüsensäcken direkt aufliegen und in diese münden.

Das hier zugrunde liegende Beobachtungsmaterial ist bereits vor mehreren Jahren gesammelt und wartete auf Vervollständigung und Vertiefung. Die heutigen Zeitumstände veranlassen mich indessen, meine Resultate trotz ihrer Unvollkommenheit bereits jetzt der Öffentlichkeit zu übergeben mit der Bitte, in diesen Zeilen nicht mehr als eine Materialsammlung sehen zu wollen.

Zur Aufgabe hatte ich es mir gestellt, das Secret der 1912 (l. c.) beschriebenen Drüsensäcke im Prothorax des Gelbrands auf seine

physikalische, chemische und biologische Natur hin zu untersuchen. Auf den letzten Punkt wurde das Hauptgewicht gelegt. Die beiden ersten Gesichtspunkte interessierten mich nur insoweit, als ihr Studium zur Lösung der Frage nach der biologischen Bedeutung des Secrets beitragen konnte. Die physiologischen Studien wurden größtenteils im Pharmakologischen Institut der Universität Marburg angestellt, dessen Direktor, Herrn Professor Gürber, ich für allzeit gewährten gütigen Rat und Hilfe zu großem Dank verpflichtet bin.

Materialgewinnung.

Die größte Schwierigkeit, die überwunden werden mußte, war die Beschaffung des nötigen Materials. Das in den prothoracalen Komplexdrüsen eines *Dytiscus* aufgespeicherte Secret beläuft sich im Maximum auf einige Kubikmillimeter. Plateau (1876, S. 3) will von einem *Dytiscus dimidiatus* Bergstr. bis zu 6 cmm erhalten haben. *Dytiscus marginalis* L. lieferte mir in einem speziellen Falle von 15 Käfern rund 0,2 g, also das einzelne Individuum 0,0134 g Secretflüssigkeit. Für experimentelle Arbeiten sind natürlich erheblich größere Quantitäten erforderlich. Man ist daher auf ein sehr großes Käfermaterial angewiesen und muß dieses außerdem unter besonders günstigen Bedingungen halten, da die Tiere andernfalls kein Secret produzieren oder dieses zur Unzeit entleeren. Die Neuabscheidung erfolgt aber so langsam, daß der Käfer erst nach Wochen wieder verwendungsfähig ist.

Beim Abzapfen des Secrets ist zur Vermeidung von Substanzverlust einige Vorsicht erforderlich. Plateau schlägt vor, die Flüssigkeit mit einer kleinen Pipette an der Austrittstelle abzufangen, während man gleichzeitig zur Beförderung der Secretabsonderung den Kopf des Tieres abwärts beugt. Ich machte mit dieser Methode keine günstigen Erfahrungen, weil die Menge in der Regel so gering ist, daß sie sich mit sehr feinen Pipetten kaum aufnehmen läßt und außerdem so schnell erstarrt, daß sie ohne Lösungsmittel aus dem Pipettenhals nur unvollständig zu entfernen ist. Bessere Resultate zeitigte mir folgende Methode. Die Käfer, welche man zweckmäßig zur Verhinderung des störenden Ausbruchs von Nahrungsresten aus dem Kropf die letzten 24 Stunden vor dem Experiment nicht mehr gefüttert hat, werden nach sorgfältiger Abtrocknung mit dem Kopf und Pronotum leicht gegen einen Objektträger gedrückt. Der Druck bewirkt den Austritt des Secrets, und der Objektträger tupft dieses gleichzeitig ab, so daß sich die Flüssigkeit tropfenweise auf ihm sammelt. Die nicht direkt abtupfbaren Reste werden mit etwas Wasser abgespült und in einem

zweiten Uhrglas als wässerige Lösung aufgefangen. Bei der Gewinnung des Secrets ist zu verhindern, daß dieses sich mit dem von dem beunruhigten Tier reichlich ausgestoßenen Inhalt der Rectalampulle vermischt. Es empfiehlt sich daher, das Abdomen des Käfers mit einem den Blaseninhalt abfangenden Tuch zu umwickeln.

Physikalische Eigenschaften des Secrets.

Farbe und Konsistenz haben dem Secret den bisher gebräuchlichen Namen gegeben. Die »milchige Flüssigkeit« erscheint im auffallenden Licht weiß mit bläulichem Schein, im durchfallenden Licht durchscheinend und gelblich bis gelbbraun. Dieses Verhalten deutet auf Emulsionscharakter. In der Tat zerlegt das Mikroskop bei sehr starker Vergrößerung das Secret in eine klare Grundmasse, in der eine Unzahl außerordentlich kleiner gelblicher Tropfen suspendiert sind. Nach Törne (1910, S. 438) soll die Emulsionsform und damit die weiße Farbe erst durch die Vermischung mit Wasser herbeigeführt werden. Ich konnte mich indessen überzeugen, daß auch das unverdünnte, noch in der Sammelblase befindliche Sekret die gleichen Eigenschaften besitzt. Bei gut gefüllten Reservoiren ist ihr weißer Inhalt sogar am lebenden Tier durch den »gelben Rand« des Prothorax hindurch erkennbar.

In zwei von mir beobachteten Fällen (*dimidiatus* und *marginalis* ♂) war das frisch ausgetretene Secret nicht weiß, sondern grau. Doch dürfte eine pathologische Veränderung der secretorischen Zellen die Ursache zu dieser Anormalität gebildet haben. Auf keinen Fall ist die von Kuhnt (1908, S. 141—142) vertretene Ansicht haltbar, das am Prothorax der Schwimmkäfer austretende Secret sei zumeist braun und liefere erst bei Mischen mit Wasser eine milchige Flüssigkeit.

Das spezifische Gewicht ist wenig größer als 1. Die Flüssigkeit mischt sich daher mit Wasser leicht.

Über den Geruch liegen viele, aber untereinander höchst widerspruchsvolle Angaben vor. Burmeister (1832, Bd. I, S. 418) und Lacordaire (1838, Bd. II, S. 136) berichten übereinstimmend von einem unausstehlichen Gestank nach faulem Harn. In ähnlichem Sinne äußern sich v. Fricken (1870, S. 474 und 1885, S. 91), Ackermann (1871, S. 19), Kittel (1873, S. 176), Leydig (1895, S. 235 Anm. 1) und in neuerer Zeit Oudemans (1900, S. 643), Reuss (1906), Haupt (1907, S. 35), Kuhnt (1908, S. 141—142) und Schmeil (1910). Törne (l. c. S. 437) will dagegen konstatiert haben: »Die Flüssigkeit ist nun tatsächlich so gut wie geruchlos.« Sheppard berichtet (Kirby und

Spence 1828, Bd. IV, S. 147), daß ein frisch gefangener *Dytiscus* wie Süßholz duftet. Schiödte (1841, S. 412) spricht von einem »eigentümlichen«, Harting (1870) von einem Geruch nach Buttersäure, und Plateau (l. c. S. 5) will einen oft nur sehr schwachen, brenzlichen Geruch (»celle des matières animales brûlées«) wahrgenommen haben.

Meine eigenen Beobachtungen lassen mich alle hier mitgeteilten Auffassungen ablehnen. Das frische Secret duftet stark aromatisch und nicht unangenehm. Der Geruch erinnert an den bitterer Mandeln, vielleicht auch an den des Lakritzens. Ich vermutete, die Widersprüche aller hier mitgeteilten Angaben durch die Feststellung lösen zu können, daß die Natur der Flüssigkeit zeitlich und individuell wechsele. Auf Grund mehrjähriger, an über 500 Käfern vorgenommenen Untersuchungen bin ich indessen zu der Überzeugung gelangt, daß das Secret der Prothoracaldrüsen sich chemisch-physikalisch zu allen Jahreszeiten und bei sämtlichen Individuen von *Dytiscus marginalis* L. gleich verhält. Der von dem Secret andrer Dytisciden ausgehende Geruch weicht von dem des Gelbrands allerdings zum Teil erheblich ab. Er variiert schon etwas bei den verschiedenen Arten der Gattung *Dytiscus*, ist bei *Cybister* konzentriert käseartig und verdünnt süßlich. Ähnlich duften die Agabinen, soweit ich sie untersuchen konnte. Ein stinkender oder fauliger Geruch war bei keinem Käfer zu bemerken. Der Grund für die abweichende Auffassung der Autoren scheint vielmehr in einer Verwechselung des prothoracalen Secrets mit dem Inhalt der Rectalampulle zu suchen zu sein. Dieser wird von dem Käfer in den gleichen Fällen wie der Inhalt der Komplexdrüsen mit großer Vehemenz sehr reichlich abgegeben und stinkt dank seines Gehalts an Harnsäure sehr intensiv nach faulem Harn. Da diese flüssigen Excremente zumeist farblos sind und sich leicht über den ganzen Körper verbreiten, da außerdem der Käfer auch nach mehrmaligem Abwaschen den Geruch des einmal ausgetretenen Blinddarminhalts nicht verliert, liegt eine Verwechselung der Eigenschaften der beiden Flüssigkeiten sehr nahe. Auf die Notwendigkeit ihrer Isolierung zu analytischen Zwecken wurde daher bereits oben hingewiesen.

Der Geschmack des Secrets ist ausgeprägt bitter und adstringierend, kann mit Schiödte (1841, S. 412) auch wohl als »ätzend« bezeichnet werden und erinnerte mich an Wachholder. Plateaus Angabe (l. c. S. 5): »Le liquide n'a pas de saveur. Il m'a semblé quelquefois percevoir une légère saveur urineuse, mais si faible que je l'attribue plutôt à une illusion« kann ich nur durch eine Verwechselung des pro-

thoracalen Secrets mit dem Inhalt der Rectalampulle erklären. Ich füge hinzu, daß auch bei allen übrigen Dytisciden, die ich daraufhin untersuchen konnte, das weiße Secret der Vorderbrust durchaus nicht geschmacklos, in der Regel (*Cybister* und verschiedene Species von *Agabus*) aber etwas süßer als bei *Dytiscus* ist.

Das bisher über das physikalische Verhalten Mitgeteilte gilt für das frische, soeben gewonnene Secret. In diesem fällt an der Luft bald ein dicker käsiger Niederschlag aus einer farblosen bis schwachgelblichen Lösung aus. Bei längerem Stehen trocknet das Secret ein. Es verliert seine weiße Farbe und erstarrt ziemlich schnell zu einer durchsichtigen Masse, ohne Geruch und Geschmack zu ändern. Der Farbumschlag wird dadurch bedingt, daß das Secret seinen emulsionsartigen Charakter aufgibt: die zahllosen, stark lichtbrechenden Tröpfchen sind in dem erstarrten Rückstand nicht mehr nachzuweisen. Läßt man einen Secrettropfen auf dem Objektträger eintrocknen, so tritt zuerst an der Peripherie eine farblose Zone auf, die stetig auf Kosten des weißen Centrums wächst. In der Grenzzone beobachtet man unterm Mikroskop eine schnelle Größenzunahme der weißen Tröpfchen, die schließlich ineinander fließen und gleichzeitig mit der weißen Farbe des Secrets verschwinden. Zurück bleibt nach dem Abdunsten eine amorphe, vaselinartige bis lackartige Masse von ziemlich fester Konsistenz und gelblicher Farbe. Der beim Abdunsten erhaltene Rückstand behält jahrelang gleiche Struktur, Geruch und Geschmack.

Die Konsistenzänderung des Secrets beim Stehen an der Luft ist kein Aggregatwechsel im eigentlichen Sinne. Die Substanz verliert bei ihrer Umwandlung aus einer Flüssigkeit in eine lackartige Masse einen beträchtlichen Teil ihres Gewichts: sie gibt flüchtige Bestandteile an die Luft ab. In einem speziellen Falle lieferten mir 0,3213 g hochkonzentrierte Secretlösung 0,0079 g Trockensubstanz = 2,46%. Ein einzelner Käfer liefert 0,0004—0,00085 g, im Durchschnitt 0,0005 g oder 5 mg lufttrockenes Secret. Da die von einem Käfer produzierte flüssige Secretmenge durchschnittlich 0,0134 g ausmacht, beträgt ihr Gehalt an Trockensubstanz somit 3,73%. Demnach bestehen rund 96% des Secrets aus Wasser und bei gewöhnlicher Temperatur leicht flüssigen Stoffen.

Bei Wasserzusatz nimmt das an der Luft getrocknete Secret annähernd seinen ursprünglichen Charakter wieder an. Das Secret ist in jedem Verhältnis mit Wasser mischbar. Aus der wässerigen Lösung scheidet sich ebenso wie bei der unverdünnten Flüssigkeit nach län-

gerem Stehen ein weißer, käsiger Niederschlag ab, der sich abfiltrieren läßt und im wesentlichen dem durch Abdunsten erhaltenen Secretrückstand gleichzusetzen ist. Das Filtrat riecht leicht aromatisch, verdunstet aber bei längerem Stehen restlos.

Erwärmt man frisches Secret mäßig auf dem Wasserbade, so gibt es zunächst sein Wasser ab und liefert den bekannten lackartigen Rückstand. Bei längerem Erwärmen auf 100° verliert dieser Rückstand seinen aromatischen Geruch und läßt sich nicht mehr mit Wasser aufnehmen. Bei stärkerem Erhitzen tritt Verkohlung ein unter Auftreten übelriechender Dämpfe. Der Rückstand verglüht schließlich fast restlos.

Wird die wässerige Secretlösung längere Zeit auf dem Wasserbade gekocht, so verliert sie ihren spezifischen Geruch. Der Duftträger ist also flüchtig oder leicht zersetzlich.

Chemisches Verhalten.

Die relativ geringen Mengen, in denen sich das Secret selbst bei reichlichem Käfermaterial beschaffen läßt, schlossen eine Analyse aus. Ich beschränkte mich auf den Versuch, die Substanz auf ihre chemische Einheitlichkeit, insbesondere auf das Vorhandensein von freien Säuren, Basen, Zuckern, Fetten und Eiweißen zu untersuchen. Bereits Plateau hat das Secret mit unsern gebräuchlichsten Reagenzien geprüft und ausführlich darüber berichtet (1876, S. 5—7). Seinen Angaben kommt aber nur untergeordnete Bedeutung zu, da ihm aus Materialmangel sehr wenig positive Beobachtungen gelangen. Aus dem gleichen Grunde sind dem Autor Beobachtungsfehler unterlaufen, die weiter unten hier richtiggestellt sind.

Als Ausgangsmaterial diente mir frisches Secret, das zum Teil direkt verwendet, zum andern Teil im Vacuumexsiccator über Schwefelsäure wasserfrei gemacht und dort bis zum Gebrauch aufbewahrt wurde. Chemisch verhielt sich die eingetrocknete ebenso wie die frische Substanz.

Mit Wasser läßt sich das Secret in jedem Verhältnis aufnehmen und mischen, dagegen nicht im chemischen Sinn in Lösung bringen. Man erhält stets eine Art Emulsion.

Löslich im eigentlichen Sinne ist dagegen die Substanz restlos in verdünnter und konzentrierter Essigsäure. Die Lösung ist farblos. Beim Abdunsten bleibt ein weißer Rückstand, der jetzt mit Wasser nicht mehr aufgenommen werden kann. Das Secret wird also durch Essigsäure chemisch verändert.

Äthylalkohol und Methylalkohol bringen ebenfalls das Secret in Lösung. Beim Versetzen frischen Secrets mit Alkohol klärt sich dieses auf: der emulsionsartige Charakter schwindet.

Teilweise löslich zeigte sich die eingetrocknete Substanz in Salzsäure, Salpetersäure (1,40), Kalilauge (okergelber, gummiartiger Rückstand), Schwefelkohlenstoff und Schwefeläther.

Unlöslich ist das Secret in 1% Ameisensäure, Chromsäure, Ammoniak, Xylol, Nelkenöl und Chloroform.

Mit dem mit etwas Aqua destillata verdünnten Secret wurden einige Reaktionen angesetzt.

Auf rotes und blaues Lackmuspapier, ebenso auf Kongopapier reagiert das Secret neutral. Freie anorganische Säuren und Basen sind demnach nicht vorhanden.

Mineralsäuren ergeben durchweg keine Fällung. Ammoniak verstärkt die weiße Farbe des Secrets, doch konnte ich eine echte Fällung nicht sicherstellen.

Silbernitrat liefert einen weißen, käsigen, im Ammoniak leicht, in Salpetersäure unlöslichen Niederschlag (deutet auf Chlor).

Die Phosphorprobe mit Ammoniummolybdat versagt. Phosphor kann also höchstens in organischer Bindung vorhanden sein.

Kupfersulfat + Kalilauge ergibt keine Reaktion. Zucker scheint also zu fehlen.

Osmiumsäure führt intensive Schwärzung herbei. Das Secret enthält also Fette.

Die Biuretreaktion ergibt schwache blauviolette Verfärbung. MILLONS Reagenz führt eine leichte Rotfärbung herbei. PETTENKOFERS Reagenz versagt nach PLATEAU. Die Xantoproteinreaktion bleibt so gut wie negativ. Eiweiß ist also, wenn überhaupt, so nur in sehr geringer Menge vorhanden.

Da das Secret in einigen Reagenzien teilweise löslich ist, ist es chemisch nicht als Verbindung, sondern, wie schon seine physikalischen Eigenschaften erwarten lassen, als Gemisch anzusprechen. Bei der Trennung der Elemente hätte die Analyse einzusetzen. Ich selbst konnte nur einige Stichproben machen, die auf die Isolierung der physiologisch wirksamen Bestandteile hinausliefen.

Ich schüttelte das frische Secret nacheinander mit Schwefeläther, Petroläther und Schwefelkohlenstoff aus. Aus dem Schwefeläther scheidet sich nach dem Abdunsten ein farbloser, nicht kristallinischer Rückstand aus. Dieser besitzt in verstärktem Maße den aromatischen Geruch der Muttersubstanz, während diese selbst ihn nahezu verloren

hat. Der Duftträger ist also in Äther löslich. Osmiumsäure schwärzt intensiv die aus dem Äther sich abscheidende Masse. Diese enthält also Fette, die mit dem Duftträger natürlich nicht identisch zu sein brauchen. — Der in den drei Lösungsmitteln nicht lösliche Secretrest bildet eine milchige, schnell eintrocknende Flüssigkeit. Der Rückstand ist nicht kristallinisch. Er läßt sich leicht wieder mit Wasser aufnehmen. Die Lösung besitzt dann die Farbe des ursprünglichen Secrets, hat aber den aromatischen Geruch nahezu verloren und liefert mit Osmiumsäure keine Fettreaktion mehr. Dagegen besitzt sie alle pharmakologischen Eigenschaften der Muttersubstanz, wirkt auch nach längerem Erhitzen auf 100° physiologisch in der gleichen Weise wie diese und birgt somit die eigentlich giftige Substanz des Schrecksecrets.

Über das Gewichtsverhältnis der ätherlöslichen zu den ätherunlöslichen Stoffen ermittelte ich folgendes. Von 0,0079 g lufttrockener Secretsubstanz löste sich im Äther 0,003 g = 42%, in einem andern Fall von 0,0048 g Trockensubstanz 0,002 g = 38%. Im Mittel sind also 40 Gewichtsprozent der Trockensubstanz in Äther löslich. In bezug auf die reine, frischgewonnene Secretflüssigkeit ergibt sich also folgende Zusammensetzung:

Wasser (+ leichtflüchtige Duftstoffe)	96 %
in Schwefeläther lösliche Stoffe	1,6%
in Schwefeläther unlösliche Stoffe	2,4%.

Die Frage nach der näheren chemischen Natur des Giftstoffes muß leider offen bleiben. Ich beschränke mich auf die Darstellung seiner Wirkungsweise, die ich eingehender untersuchte.

Zuvor sei noch darauf hingewiesen, daß in bezug auf unsere Kenntnisse von der chemischen Natur des Giftes die Verhältnisse bei *Dytiscus* ganz ähnlich liegen wie für die übrigen Gliederfüßler (vgl. Skorpion, Spinnen, Bienen und unter den Käfern *Lytta vesicatoria* L., *Cantharis vittata*, *Zonabris Chichorii*, *Mylabris pustulata*, *Epicauta adspersa*, *Meloë majalis* L., *Melolontha vulgaris* Fab., *Cetonia aurata* L., *Agelastica alni*, *Chrysomela populi*, *Brachinus crepitans*, *Cerapterus quatuor maculatus*, *Paussus*, sowie die Larve von *Diamphidia locusta* (Pfeilgift der Kalachari). Es steht bislang nur für das Cantharidin die Formel fest ($C_{10}H_{12}O_4$). Es sei ausdrücklich bemerkt, daß das *Dytiscus*-Gift mit diesem ziemlich weit verbreiteten Giftstoff (s. o. von *Lytta* bis *Cetonia*) nicht identisch ist. Das Cantharidin verhält sich sowohl chemisch-physikalisch wie physiologisch ganz anders als das Gift des Gelbrands. Cantharidin ist

ein Blutgift, reagiert sauer und ist löslich in Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Äther, Benzol, Chloroform, Essigäther und fetten Ölen. Ebensowenig läßt sich das *Dytiscus*-Gift mit den weitaus meisten übrigen Käfergiften in Übereinstimmung bringen. Berührungspunkte finden sich nur zu den Absonderungen von *Chrysomela populi*. Die Larven dieses Käfers produzieren wie *Dytiscus* ein weißliches Secret von intensivem Bittermandelölgeruch. Die ausgeschwitzte Flüssigkeit zeigt unterm Mikroskop Emulsionscharakter und besteht chemisch nach CLAUS (1862, S. 309) höchstwahrscheinlich zur Hauptsache aus salicyliger Säure. Salicylige Säure, richtiger Ortho-Oxybenzaldehyd $\left(C_6H_4\begin{matrix}\diagup OH\\ \diagdown COH\end{matrix}\right)$, ist eine auch bei Pflanzen (*Spiraea ulmaria* und *Crepis foetida*) vorkommende, in reinem Zustand farblose, aromatisch, bittermandelölartig riechende, brennend schmeckende, ölige Flüssigkeit mit dem spezifischen Gewicht 1,172. Sie ist in Wasser in beträchtlicher Menge mit neutraler Reaktion löslich. Da diese Eigenschaften auch dem *Dytiscus*-Secret zukommen, lag eine Prüfung auf Ortho-Oxybenzaldehyd nahe, sie fiel indessen negativ aus. Das Secret gab im Gegensatz zum Salicylaldehyd in wässeriger Lösung mit Eisenchlorid keine Fällung. Weitere analytische Versuche in dieser Richtung konnten aus Materialmangel leider nicht ausgeführt werden.

Physiologische Experimente.

Experimentell gearbeitet ist mit dem Prothoracalsecret des *Dytiscus* bislang nur von PLATEAU (1876), dessen Resultate indessen trotz mehrjähriger Beschäftigung mit dem Gegenstand ausschließlich negativ blieben. Insbesondere glaubt der Autor festgestellt zu haben: »le liquide laiteux des Dytiscides n'est point vénéneux«. Demgegenüber machte ich 1908 gelegentlich die Beobachtung, daß das einem *Hyla arborea* L. per os applizierte Secret bei dem Frosch eigentümliche Vergiftungserscheinungen auslöste, die mich zu weiteren Experimenten in dieser Richtung anregten. Ich dehnte später meine Versuche auch auf andre Tierklassen aus und gebe nachstehend eine Übersicht über die Resultate. Die Versuchstiere sind im wesentlichen systematisch geordnet:

A. Säugetiere.

I. Versuchstier: *Mus musculus* L. (Maus).

1. Versuch: Einer erwachsenen männlichen weißen Maus wird per os das mit etwas Wasser aufgenommene Secret eines *Dytiscus*

marginalis ♂ eingegeben. Das Tier wird unruhig, zeigt aber weiter keine Krankheitserscheinungen.

Nach $^1/_2$ Stunde wird derselben Maus per os das in 20 cmm Wasser gelöste Secret mehrerer Käfer appliziert. Der vor der Behandlung auf 100 zu veranschlagende Herzschlag geht innerhalb 5 Minuten auf 68 zurück, um dann wieder langsam zu steigen. Gleichzeitig ermattet das Tier, kriecht nicht mehr und ist nach 15 Minuten nicht mehr imstande, sich selbständig aus der Rücken- in die Bauchlage zu bringen. Auf mechanische Reize reagiert es lebhaft durch Zucken mit den Extremitäten. Nach $^3/_4$ Stunden ist der Herzschlag auf 190 gestiegen, das Tier beginnt sich zu erholen, kann aber noch nicht wieder kriechen. Nach 12 Stunden ist der Herzschlag wieder auf 100 gefallen. Die Maus ist immer noch ziemlich matt und ist erst nach 18 Stunden so gut wie vollständig gesundet (Herzschlag 80).

Kontrollversuch: Einer jungen weißen Maus (Länge von Schnauze bis After 5 cm) werden 60 cmm Wasser per os eingegeben. Das Tier wird unruhig, zeigt aber im übrigen keine auffälligen Krankheitssymptome.

II. Versuchstier: *Cavia cobaya* Marcgr. (Meerschweinchen).

2. Versuch: Es wird von 36 Stück *Dytiscus marginalis* L. das Secret gesammelt (= etwa 18 mg lufttrockenes Secret) und mit Wasser auf 3,6 ccm Flüssigkeit gebracht, die mit der Pipette in drei Portionen einem alten Meerschweinchenweibchen per os eingegeben wird. Normaler Herzschlag: etwa 135. Bereits 4 Minuten nach der ersten Applikation tritt starker Schüttelfrost auf (Temperatur im After $34^4/_5$ ° C.) und der Puls steigt auf 188. Nach der 40 Minuten auf die erste folgenden zweiten Secreteingabe steigt der Puls bald auf 240, während der Schüttelfrost unverändert fortbesteht. Nach der 20 Minuten später erfolgenden dritten Einspritzung wird der Puls matt und sinkt auf rund 200. Der Atem bleibt normal, der Pupillarreflex aber setzt längere Zeit aus. 4 Stunden nach der ersten Vergiftung werden die Schüttelfrostanfälle schwächer und seltener, der Puls kräftigt sich und sinkt auf das Normale. Nach 12 Stunden hat sich das Tier wieder völlig erholt.

Kontrollversuch: Ein zweites altes Weibchen wird wie das erste, aber statt mit *Dytiscus*-Secret mit reinem Wasser behandelt. Auch bei diesem Tier steigt der vor dem Versuch rund 140 betragende Herzschlag, aber nicht über 200. Der Pupillarreflex bleibt dauernd normal. Das Tier zittert beim Einführen des Wassers, von einem eigentlichen Schüttelfrost kann indessen keine Rede sein. Temperatur wie beim

Versuchstier 34,8 ° C. Die Atmung bleibt normal. Das Tier erkrankt nicht.

III. Versuchstier: *Cuniculus cuniculus* L. (Kaninchen).

3. Versuch: Einem erwachsenen Kaninchen wird die Vena jugularis externa freigelegt und in diese zunächst das Secret von zwölf Käfern, 5 Minuten später dazu das Secret von 9 Käfern injiziert, d. h. insgesamt etwa 0,28 g Secretflüssigkeit. Die Atmung ist sofort stark beschleunigt. Der Blutdruck bleibt dauernd nahezu normal.

B. Vögel.

IV. Versuchstier: *Gallus domesticus* L. (Haushuhn).

4. Versuch: Einer erwachsenen Henne wird das vor 12 Stunden von etwa 30 frisch gefangenen Käfern (*Dytiscus marginalis* und andre Species) gewonnene (etwa 0,4 g Flüssigkeit) und mit wenig Wasser versetzte Secret durch den Schnabel eingegeben. Die Henne zeigt weder sogleich noch später irgend welches Unbehagen und bleibt dauernd gesund.

C. Reptilien.

V. Versuchstier: *Lacerta agilis* L. (Eidechse).

5. Versuch: Dem vor dem Experiment äußerst munteren Versuchstier (Herzschlag 72) wird durch den Schlund das Secret mehrerer Käfer eingegeben. Das Tier ermüdet langsam, bleibt still in einer Ecke sitzen und ist nach 45 Minuten nicht mehr imstande, sich von der Stelle zu bewegen. Die Augen sind geschlossen. Auf starke mechanische Reize antwortet die Eidechse durch schwache Abwehrbewegungen. Der Herzschlag ist auf 19 gefallen. Nach 12 Stunden hat sich das Tier wieder völlig erholt.

Va. Versuchstier: *Tropidonotus natrix* L. (Ringelnatter).

5a. Versuch: Das von 25 frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* L., *D. semisulcatus* Müller und *D. circumcinctus* Ahrens gewonnene Secret (etwa 0,33 g) wird mit Wasser auf 5 ccm Flüssigkeit gebracht, zweimal kurz aufgekocht und dreimal 24 Stunden stehen gelassen, sodann erneut 5 Minuten gekocht. Dabei verliert das Secret seinen aromatischen Geruch (Entweichen der aromatischen Substanz). In der nach dem Kochen mit Wasser wieder auf 5 ccm aufgefüllten Flüssigkeit werden zunächst ein Fisch und eine Tritonlarve vergiftet. Sodann wird die ganze Flüssigkeit einer erwachsenen Ringelnatter durch den Mund in

den Darmtractus gebracht. Nach 15 Minuten beginnt das Tier zu ermüden, kann nach $1^1/_2$ Stunden nicht mehr kriechen und bleibt, auf den Rücken gelegt, regungslos liegen. Auf Beklopfen des Kopfes reagiert es durch Umdrehen in die Normallage und antwortet auf stärkere Reize mit Fauchen und Züngeln, schläft aber immer sehr bald wieder ein. Dieser Zustand bleibt mehrere Stunden hindurch unverändert. Nach 24 Stunden hat sich das Tier erholt.

D. Amphibien.

VI. Versuchstier: *Triton taeniatus* Schneid.

6. Versuch: Einem erwachsenen Weibchen wird eine reichliche Secretmenge per os beigebracht. Bereits nach 3 Minuten treten Ermüdungserscheinungen auf. Die Augen sind halb geschlossen und der Gang ist träge. Der Herzschlag fällt von 80 auf 70, nach 25 Minuten auf 38. Das Tier erscheint völlig narkotisiert. Der Pupillarreflex bleibt aus. Nach 3 Stunden 15 Minuten reagiert der Molch selbst auf die stärksten mechanischen Reize nicht mehr. Herzschlag 20. $5^1/_2$ Stunden nach der Einführung des Giftes tritt zuerst wieder Reaktion auf starke Reize ein. Der Pupillarreflex fehlt aber noch. Herzschlag 18. Nach 7 Stunden zähle ich 22 Herzschläge. Das Tier beginnt zu erwachen.

6a. Versuch: Einem 70 mm langen Weibchen wird eine größere, von 6—8 Käfern gewonnene Dosis Secretlösung per os appliziert. Nach

3 Minuten sinkt der Herzschlag von 80 auf 70. Das Tier ermattet.
25 Minuten. Herzschlag 38. Bild völliger Narkose.
45 Minuten. Herzschlag 28.
3 Stunden. Herzschlag 20.
5 Stunden. Herzschlag 18.
$6^1/_2$ Stunden. Herzschlag so schwach, daß sich die einzelnen Schläge nicht mehr zählen lassen. Der Molch stirbt.

7. Versuch: Das von 25 Käfern verschiedener Species gewonnene Secret (= etwa 0,33 g Giftflüssigkeit) wird mit Wasser auf 5 ccm Lösung gebracht, zweimal kurz aufgekocht und nach dreimal 24 Stunden noch einmal 5 Minuten gekocht, dann abgekühlt. Das verkochte Wasser wird ersetzt. Die Flüssigkeit ist jetzt nahezu geruchlos. Sie wird zusammen mit einer 5 cm langen Tritonlarve in eine Petrischale gebracht. Das Versuchstier ist bereits nach 7 Minuten völlig apathisch und reagiert nur noch auf sehr starke Reize. In frisches Wasser zurückgebracht, beginnt es anfangs sich zu erholen, stirbt aber dann.

VII. Versuchstier: *Molge alpestris* Laur. ♀ (Alpenmolch).

8. Versuch: Das Secret mehrerer Käfer wird dem Tier per os appliziert. Im Laufe einer Stunde ermattet der Molch sichtlich, bleibt aber imstande, sich kriechend fortzubewegen und hat sich nach 2 Stunden bereits ziemlich vollständig erholt.

VIII. Versuchstier: *Molge cristata* Laur. (Kammolch).

9. Versuch: Einem kräftigen Männchen wird durch den Schlund das Secret von ungefähr sechs Käfern (*Dytiscus*, var. species) eingegeben (= etwa 0,08 g reine Giftflüssigkeit). Das Tier taumelt, sucht sich das Maul abzuwischen und zeigt lebhaftes Unbehagen, aber im übrigen keine Vergiftungserscheinungen. Diese bleiben auch an den folgenden Tagen aus.

Hier vergleiche auch Versuch 12!

IX. Versuchstier: Larve von *Salamandra maculosa* Laur. (Gefleckter Erdsalamander).

10. Versuch: Die 3 cm lange Larve wird mit 5 ccm Wasser in eine Petrischale gebracht. Sodann wird in das Wasser das Secret eines *Dytiscus marginalis* L. (= etwa 0,0134 g reine Secretflüssigkeit) geträufelt. Die Larve wird sofort sehr unruhig, ermattet dann aber schnell. Bereits nach 5 Minuten schwimmt sie auf dem Rücken und hat nur noch 28 Herzschläge. Nach 25 Minuten reagiert das Tier noch schwach auf sehr starke mechanische Reize, nach 30 Minuten nicht mehr. Der Herzschlag fällt langsam, aber stetig. 2 Stunden nach Beginn des Versuchs zähle ich nur noch vier Schläge in der Minute. Nach $2^1/_2$ Stunden ist die Larve noch elektrisch schwach reizbar, nach 4 Stunden tot.

X. Versuchstier: *Bufo* spec. (Kröte).

11. Versuch: Einer jungen Kröte (Länge 1,8 cm) wird per os die auf 100° C. erhitzte und dann abgekühlte wässerige Lösung des Secrets mehrerer Käfer eingegeben. Nach 15 Minuten beginnt das Tier zu ermatten, kann nach 1 Stunde nicht mehr kriechen und reagiert nach 2 Stunden auf keinerlei Reize mehr. Herzschlag und Atem sind nicht mehr wahrnehmbar. Dieser Zustand bleibt 7 Stunden erhalten. Dann kehrt der Pupillarreflex zurück und nach 24 Stunden hat sich das Tier völlig erholt.

12. Versuch: Eine ausgewachsene neotänische Krötenlarve wird

mit einer Larve von *Triton cristatus*, die ihre Kiemen bereits abgeworfen hat, in eine Petrischale mit etwas Wasser gebracht. Auf beide Tiere wird das mit etwa $^1/_2$ ccm Wasser aufgenommene Secret (etwa 0,067 g reines, flüssiges Secret) von fünf Stück frisch gefangenen *Dytiscus semisulcatus* Müller geträufelt. Bereits nach 2 Minuten sind die Tiere deutlich vergiftet. Die Reizbarkeit ist herabgesetzt. Nach 10 Minuten steht bei der Krötenlarve bereits das Herz still. Sie reagiert nur noch auf sehr starke Reize. Der Molch zeigt sich etwas widerstandsfähiger als die Kröte. Beide Tiere sind aber nach 12 Stunden tot, obgleich sie bereits 20 Minuten nach der Vergiftung mit frischem Wasser abgewaschen wurden.

XI. Versuchstier: *Hyla arborea* L. (Laubfrosch).

13. Versuch: a) Ein mittelgroßer Frosch (4 cm lang) wird in ein Gefäß mit etwa 30 ccm Wasser gesetzt, in dem zuvor mehrere Käfer kräftig geschüttelt sind. Das Wasser ist trübe und riecht stark nach Prothoracal- und Rectalampullensecret. Der Frosch zeigt sich in keiner Weise beunruhigt und wird nach einigen Minuten herausgenommen.

b) Demselben Tier wird darauf die Zunge mit dem vergifteten Wasser bestrichen. Der Frosch gerät in lebhafte Aufregung, sperrt den Mund auf, schiebt die Zunge heraus und versucht zu brechen. Vor den Mund treten große Schaumblasen. Die Schleimhäute des Maules sind stark gerötet.

c) Ein Teil des giftigen Wassers wird dem Frosch mit der Pipette in den Mund gespritzt. Das Tier ermüdet bald und verfärbt sich von hellgrün in schwarzgrün. Nach $3^1/_2$ Stunden ist der Herzschlag von 90 auf 48 gefallen. Das Tier bewegt sich nur, wenn es gereizt wird. Nach 24 Stunden hat der Frosch sich erholt.

XII. und XIII. Versuchstier: *Rana temporaria* L. und *R. esculenta* L. (Grasfrosch und Wasserfrosch).

Mit diesen Versuchstieren wurden die meisten Experimente angestellt, nicht nur, weil sie so bequem zu beschaffen und zu halten sind, sondern weil sie die physiologischen Wirkungen des *Dytiscus*-Giftes am auffälligsten in Erscheinung treten lassen. Nur die Experimente, welche besonders typische Bilder lieferten, sind nachstehend wiedergegeben.

14. Versuch: 8. April 1911. — Einem reichlich 3 cm langen Grasfrosch wird per os das mit etwas Wasser aufgenommene Secret eines *Dytiscus marginalis* ♂ (= etwa 0,0134 g unverdünnte Flüssigkeit) ein-

gegeben. Bald beginnt das Tier zu ermüden und schlapp zu springen. Der Herzschlag sinkt. Die Ermattungserscheinungen werden ständig deutlicher. Der Frosch scheint einzuschlafen. Nach $3^1/_2$ Stunden ist er zur Ortsbewegung nicht mehr imstande, nach 6 Stunden gelingt es ihm nicht mehr, sich aus der Rücken- in die Bauchlage zurückzudrehen. Auf Reize reagiert er durch Zucken der Extremitäten. Nach 12 Stunden hat das Tier sich wieder erholt.

15. Versuch: 28. Februar 1911. — Einem zweijährigen *Rana temporaria* L., der ziemlich schlecht genährt ist, wird die wässerige Lösung des frisch gewonnenen Secrets eines *Dytiscus marginalis* ♀ per os appliziert (= etwa 0,013 g unverdünnte Flüssigkeit). Nach 9 Minuten ist der Herzschlag mit 38 noch unverändert, die Bewegungen des Frosches verlieren aber bereits an Elastizität. Nach 15 Minuten ist der Herzschlag auf 32, nach 20 Minuten auf 30 gefallen. Der Frosch kann sich noch aus der Rückenlage in die Bauchlage helfen, aber weder springen noch kriechen. Nach $4^1/_2$ Stunden ist das Tier völlig apathisch und reagiert auf keinen mechanischen Reiz mehr. Das Herz pulsiert so schwach, daß sich die Schläge nicht mehr zählen lassen. Nach 6 Stunden ist der Herzschlag nicht mehr feststellbar. Der Frosch wird seziert. Dabei zeigt sich, daß das Herz noch etwa sieben sehr matte Schläge in der Minute ausführt. Das Tier ist sehr blutarm, die Blutbeschaffenheit scheint aber normal zu sein. Blutgerinnsel und Hämolyse ist nicht nachzuweisen. Die Organe sind nicht verändert, die Muskeln schlaff, nicht krampfhaft kontrahiert. Das Sperma im Hoden lebt, ebenso die Darmparasiten.

16. Versuch: 27. Februar bis 12. März 1911. Mehrfach wiederholte Vergiftung per os eines 45 mm langen *Rana temporaria* L. ♀.

27. Februar 1911. 1. Vergiftung, mit dem vor einem Monat von etwa sieben Käfern gewonnenen Secret (= etwa 0,09 g unverdünnte Flüssigkeit). Der Frosch erkrankt schwer, erholt sich aber innerhalb 24 Stunden.

3. März 1911. 2. Vergiftung, mit dem Secret von zwei Stück *Dytiscus marginalis* L. (= etwa 0,027 g Flüssigkeit). Vor dem Versuch macht der Frosch 134 Atemzüge und hat 56 Herzschläge[1] in der Minute. Die Einführung des Giftes wird mit lebhafter Unruhe beantwortet. Die Schleimhäute des Mundes erscheinen gerötet. Nach

7 Minuten. Herzschlag 52. Der Puls ist kräftiger als vor dem Versuch, der Atem setzt zeitweilig aus.

[1] Der Durchschnittswert der Pulszahl gesunder Frösche bei Zimmertemperatur ist 60.

10 Minuten. Herzschlag 48. Die Bewegungen des Frosches verlieren an Elastizität.

18 Minuten. Beschleunigte unregelmäßige Atemzüge.

20 Minuten. Herzschlag 42.

30 Minuten. Herzschlag 38.

40 Minuten. Herzschlag 34. Atem 40. Der Frosch schleicht müde umher und kann nicht mehr springen.

50 Minuten. Herzschlag 34. Atem beschleunigt (66), tief und regelmäßiger. Der Frosch ist nicht mehr imstande, zu kriechen, kann sich aber noch aus der Rücken- in die Bauchlage drehen.

55 Minuten. 58 schwere, keuchende Atemzüge.

1 Stunde. Herzschlag 38. — 44 unregelmäßige Atemzüge. Der Frosch bewegt sich nur selten. Die Augen bleiben geöffnet.

1 Stunde, 10 Minuten. Herzschlag 36. Atem oft aussetzend.

1 Stunde 50 Minuten. Herzschlag 40. Atmung sehr unregelmäßig. Der Frosch kann sich nicht umdrehen.

3 Stunden. Der Frosch hat sich bereits bedeutend erholt. Er kriecht und springt fast normal.

4 Stunden. Frosch völlig wiederhergestellt.

4. März 1911. 3. Vergiftung, mit dem Secret von drei frisch gefangenen Käfern (= etwa 0,04 g Flüssigkeit).

0 Minuten. Herzschlag 64, Atmung 140.

10 Minuten. Herzschlag 66, Atmung 80, schwer und stoßweise. Die noch am Tage vorher gereizten Mundschleimhäute werden blutigrot.

20 Minuten. Herzschlag 50, Atmung 54. Der Frosch springt müde, die Reizbarkeit ist herabgesetzt.

35 Minuten. Herzschlag 44. Atmung stockend (4). Unfähigkeit zur Ortsbewegung und zur Rückkehr aus der Rücken- in die Bauchlage.

55 Minuten. Herzschlag 42. Atmung stockend (4).

1 Stunde 10 Minuten. Atmung 40. Gliederzucken.

1 Stunde 35 Minuten. Herzschlag 36. Atmung sehr unregelmäßig.

12 Stunden. Herzschlag 62. Atmung 140. Der Frosch hat sich vollständig erholt. Die Schleimhäute sind nicht mehr so stark gerötet.

5. März 1911. 4. Vergiftung, mit dem Secret zweier *Dytiscus marginalis* L. (= etwa 0,027 g unverdünnte Flüssigkeit).

0 Minuten. Herzschlag 62, Atmung 140.
15 Minuten. Frosch noch ganz munter.
45 Minuten. Frosch springt müde und unsicher.
1 Stunde 15 Minuten. Herzschlag 36, Atem schwach.
1 Stunde 50 Minuten. Herzschlag 36. Frosch kann nicht mehr springen, kriechen oder sich umdrehen. Reizbarkeit sehr stark herabgesetzt.
14 Stunden. Herzschlag 36. Reizbarkeit teilweise zurückgekehrt. Zustand im übrigen unverändert.
19 Stunden. Herzschlag 44. Der Frosch beginnt zu kriechen.
22 Stunden. Herzschlag 44. Der Frosch hat sich ziemlich vollständig erholt.
40 Stunden. Herzschlag 44, Atem 120.
49 Stunden. Herzschlag 50. Atem 142. Die Mundschleimhäute sind nicht mehr gerötet. Der Frosch wird gefüttert.

8. März 1911. 5. Vergiftung, mit dem nicht reichlichen Secret eines *Dytiscus marginalis* ♂ (= 0,013 g Secretflüssigkeit).
0 Minuten. Herzschlag 46, Atmung 152.
2 Stunden 20 Minuten. Herzschlag 48, Atem 128. Der Frosch hat nahezu seine volle Elastizität bewahrt.

9. März 1911. 6. Vergiftung, mit dem Secret zweier Käfer.
0 Minuten. Herzschlag 56.
20 Minuten. Herzschlag 50. Der Frosch ermattet.
30 Minuten. Herzschlag 54.
2 Stunden 30 Minuten. Herzschlag 56. Der Frosch ist nicht mehr imstande zu springen.
3 Stunden 50 Minuten. Herzschlag 44, Atmung 112. Der Frosch beginnt sich zu erholen.
14 Stunden. Herzschlag 36, Atem 120. Der Frosch hat sich im übrigen völlig erholt.

10. März 1911. 7. Vergiftung, mit dem sehr reichlichen Secret eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♀ (= 0,0134 g Secret).
0 Minuten. Herzschlag 44.
1 Stunde 20 Minuten. Herzschlag 44. Der Frosch ermüdet und kann nicht mehr springen.
3 Stunden. Der Frosch ist unfähig zu jeglicher Ortsbewegung.
6 Stunden. Der Frosch hat sich ziemlich vollständig erholt.

12. März 1911. Der Frosch ist gesundet. Herzschlag 40.

17. Versuch: Einem 3,5 cm langen *Rana temporaria* L. wird das

vorher auf 100° C. erhitzte Secret mehrerer Käfer per os appliziert. Nach

0 Minuten. Herzschlag 92 (62?).
10 Minuten. Der Frosch beginnt zu ermatten.
20 Minuten. Herzschlag 36. Verstärkte Lethargie. Unfähigkeit zum Ortswechsel und zu Körperdrehungen. Leichtes Zucken der Extremitäten.
55 Minuten. Herztätigkeit matt, Herzschläge nicht zählbar. Atem hastig und unregelmäßig. Reizbarkeit stark herabgesetzt.
1 Stunde 55 Minuten. Atem steht. Bild völliger Narkose. Keinerlei Reaktion auf die stärksten mechanischen Reize.
2 Stunden 40 Minuten. Herzschlag 20. Bild völliger Narkose.
4 Stunden 25 Minuten. Herzschlag 19. Bild völliger Narkose.
6 Stunden 50 Minuten. Herzschlag 22. Bild völliger Narkose.
10 Stunden 45 Minuten. Atmung unregelmäßig. Der Pupillarreflex kehrt zurück. Das Tier reagiert schwach auf Hautreize.
24 Stunden. Der Frosch hat sich vollständig erholt.

18. Versuch: Einem dem Winterlager entnommenen, ziemlich mageren aber gesunden 45 mm langen *Rana temporaria* L. wird per os das von etwa zwölf Käfern gewonnene, nahezu unverdünnte, 10 Minuten lang gekochte Secret (= etwa 6 mg Trockensubstanz) per os beigebracht. Nach

0 Minuten. Herzschlag 53.
5 Minuten. Herzschlag 52, sehr kräftig. Der Atem setzt aus.
10 Minuten. Herzschlag 42. Den Frosch befällt eine schnell wachsende Lethargie.
12 Minuten. Herzschlag 24. Völlige Narkose. Ausbleiben des Pupillarreflexes.
16 Minuten. Herzschlag 16, matt.
26 Minuten. Herzschlag 9.
35 Minuten. Herzschlag 8.
44 Minuten. Herzschlag 7, sehr matt.
53 Minuten. Das Herz steht. Der Frosch ist vollständig leblos. Er erwacht nicht wieder. Am folgenden Tage wird der eingetretene Tod sichergestellt.

Der Herzschlag dieses Frosches ist in Textfig. 1 graphisch dargestellt, wobei die verstrichenen Zeiten als Abscissen, die Herzschläge als Ordinaten eingetragen sind. Der Moment der vollzogenen Vergiftung ist durch das Zeichen × markiert.

19. Versuch: 30 Gelbrandkäfern wird am 3. März 1911 das Pro-

thoracalsecret abgezapft und in wässeriger Lösung aufbewahrt unter Korkverschluß. Es setzt sich bald ein weißer, käsiger Niederschlag ab, von dem sich die darüberstehende, schwach gelbliche Lösung abgießen läßt. Nach 14 Tagen riecht das Filtrat wenig aromatisch, eher faulig und scheint Bakterien in großer Zahl zu enthalten. Der Niederschlag hat den ursprünglichen Secretgeruch bewahrt. Am 19. Juli 1911 wird

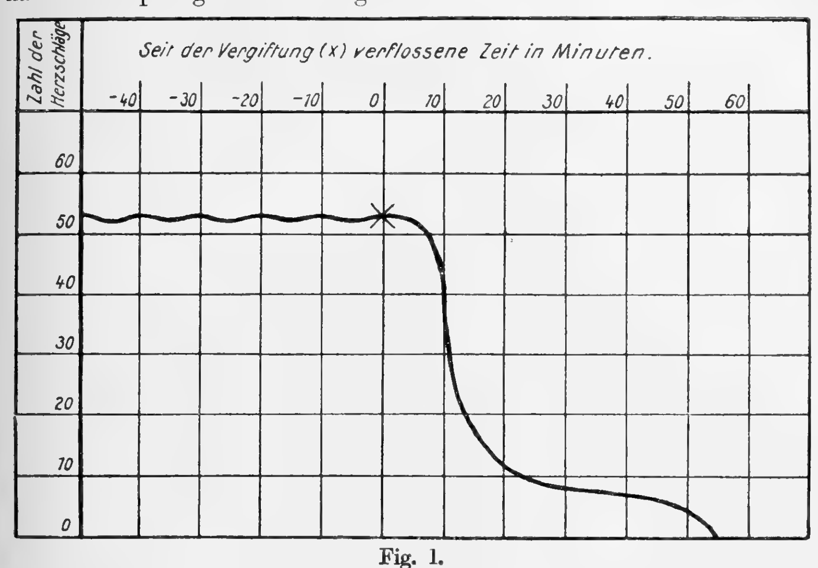


Fig. 1.

Graphische Darstellung des Herzschlags bei dem in Versuch 18 per os vergifteten *Rana temporaria* L.

der mit etwas Wasser aufgenommene Niederschlag einem mittelgroßen *Rana esculenta*, das Filtrat einem gleichgroßen *Rana temporaria* per os beigebracht. Nach

	Rana esculenta L.	*Rana temporaria* L.
4 Stunden.	Herzschlag 40. Frosch betäubt. Atmung steht, nur der Pupillarreflex noch bestehend.	Herzschlag 26. Frosch betäubt, nur der Pupillarreflex besteht.
8 Stunden.	Reizbarkeit etwas gesteigert, sonst Zustand unverändert.	Der Frosch hat sich völlig erholt.
11 Stunden.	Der Atem kehrt zurück. Der Frosch reagiert auch bereits wieder auf schwächere Reize, ist aber noch sehr matt und zu einem Ortswechsel nicht imstande.	Frosch völlig munter.

	Rana esculenta L.	*Rana temporaria* L.
24 Stunden.	Frosch immer noch unfähig zur Ortsbewegung.	Frosch völlig munter.
31 Stunden.	Der Frosch hat sich nahezu erholt.	Frosch völlig munter.

20. Versuch: Am 29. Januar 1911 wird 15 Käfern das Secret abgezapft, mit etwas Wasser aufgenommen und in einem Glasröhrchen unter Verschluß aufbewahrt. Es sondert sich ein weißer Niederschlag von einer klaren, gelblichen Lösung. Lösung und Niederschlag bewahren länger als 4 Wochen den angenehmen, ursprünglichen Secretgeruch. Am 27. Februar 1911 wird die klare Lösung einem *Rana temporaria* L. (1), der Niederschlag zu gleichen Teilen zwei weiteren Fröschen (2 und 3) der gleichen Art per os appliziert. Nach

	Rana 1.	*Rana* 2.	*Rana* 3.
0 Min.	Munter	Munter	Munter
20 Min.	»	»	»
1 Stunde	»	»	»
5 Stunden	»	Herzschlag 30. Frosch deutlich vergiftet, zu Ortsbewegungen außerstande, aber auf mechanische Reize noch lebhaft reagierend durch Zukkungen der Extremitäten.	Herzschlag 24. Im übrigen wie *Rana* 2.
6 Stunden	»	Unverändert.	Herzschlag 36. Sonst unverändert.
22 Stunden	»	Herzschlag 44. Der Frosch kann sich bereits wieder umdrehen, aber noch nicht kriechen.	Herzschl. 52. Frosch völlig munter.
26 Stunden	»	Herzschlag 54. Frosch völlig erholt.	Munter.

20a. Versuch: Am 14. März 1911 wird fünf Stück *Dytiscus marginalis* das Secret abgezapft, und dieses, ohne mit Wasser in Berührung zu kommen, in den Vacuumexsiccator über Schwefelsäure gebracht, wo es zu 2,5 mg Substanz eintrocknet. Am 23. Februar 1916 wird das im Geruch unveränderte Secret mit Wasser aufgenommen und einem 5 cm langen *Rana temporaria* ♀ per os appliziert. Der Frosch ist vor dem Versuch sehr munter. Herzschlag 46. Beim Einbringen des Giftes

röten sich die Schleimhäute des Mundes sofort sehr stark. Der Frosch bricht einen Teil der Flüssigkeit wieder aus. Nach

7 Minuten.	Herzschlag	46.	Allgemeinverhalten unverändert.
9 Minuten.			Leichte Ermüdung des Tieres.
15 Minuten.	»	40.	Der Frosch springt unsicher.
20 Minuten.	»	33.	Der Atem setzt zuweilen aus.
45 Minuten.	»	34.	
55 Minuten.			Der Frosch ist nicht mehr imstande zu springen.
1 Stunde.	»	26.	
1 Stunde 10 Min.	»	28.	Narkose weit fortgeschritten. Der Frosch kann sich nicht mehr zwecktätig bewegen.
1 Stunde 20 Min.	»	32.	
1 Stunde 35 Min.	»	30.	
5 Stunden 15 Min.	»	30.	Der Frosch reagiert auf keinerlei mechanische Reize.
9 Stunden 15 Min.	»	34.	Keinerlei Reflexe auslösbar.
18 Stunden.	»	24.	Der Pupillarreflex bleibt noch aus, der Frosch reagiert aber bereits auf starke mechanische Reize durch Zusammenzucken.
24 Stunden.	»	36.	Der Pupillarreflex ist zurückgekehrt; der Frosch erholt sich jetzt rasch, kann sich bereits wieder umdrehen, und hat die Augen geöffnet.
26 Stunden.	»	36.	Frosch ziemlich lebhaft.
31 Stunden.	»	46.	Der Frosch hat sich völlig erholt.
39 Stunden.	»	45.	Allgemeinverhalten unverändert.

Die Schwankungen in der Zahl der Herzschläge sind in der Textfig. 2 graphisch wiedergegeben, wobei die verstrichenen Zeiten als Abscissen, die Herzschläge als Ordinaten eingetragen sind. Der Moment der vollzogenen Vergiftung ist durch das Zeichen × markiert.

21. Versuch: Am 26. November (1908?) wird einem erwachsenen *Rana esculenta* L. etwas frisches Prothoracalsecret in den Rückenlymphsack injiziert. Der Frosch erkrankt innerhalb 24 Stunden nicht. Am 1. Dezember erhält der Frosch an derselben Stelle eine etwas größere Giftdosis injiziert. Auch diese führt nicht zu Krankheitserscheinungen.

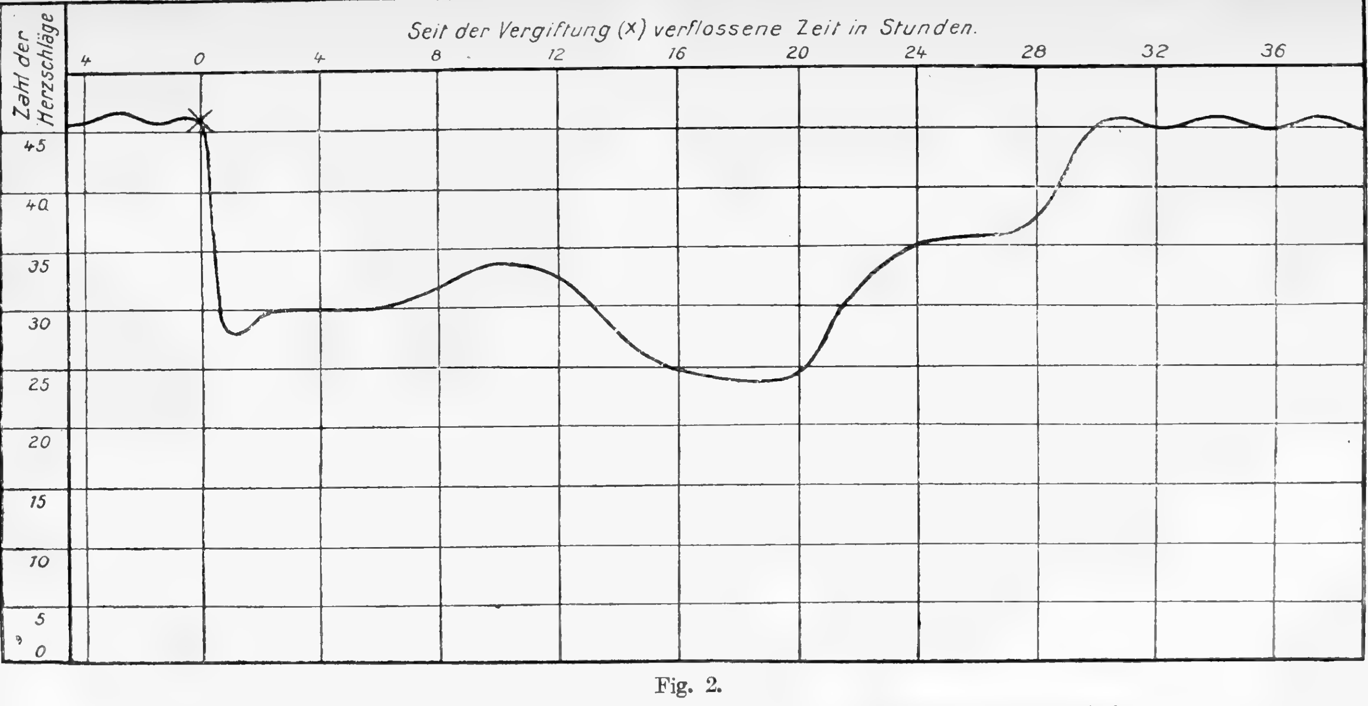


Fig. 2.

Graphische Darstellung des Herzschlags bei dem in Versuch 20a per os vergifteten *Rana temporaria* L.

Am 2. Dezember verläuft eine dritte Injektion mit noch stärkerer Dosis ebenfalls resultatlos.

22. Versuch: Einem 4 cm langen *Rana esculenta* wird das mit wenig Wasser aufgenommene, von sechs Stück *Dytiscus marginalis* ♀ frisch gewonnene Secret (= etwa 0,07 g reine Flüssigkeit) in den Rückenlymphsack injiziert. Nach einer halben Stunde erschlafft der Frosch, kann bald nicht mehr springen und nach 2 Stunden nicht mehr kriechen. Er zeigt dieselben Krankheitssymptome wie die per os vergifteten Frösche, aber viel weniger deutlich. Die Fähigkeit, sich aus der Dorsal- in die Bauchlage zu wenden, verliert er überhaupt nicht. Nach 24 Stunden ist der Frosch wieder gesund.

23. Versuch: 50 ccm Wasser werden mit dem frisch gewonnenen Secret von neun Stück *Dytiscus marginalis* ♂ versetzt. In das so vergiftete Wasser wird ein 4 cm langer, also beinahe erwachsener *Rana esculenta* in toto eingebracht. Nach 1 Stunde beginnt der Frosch zu ermüden, bewegt sich nach 2 Stunden nur noch auf stärkere Reize hin und ist nach $3^1/_2$ Stunden gegen mechanische Reize völlig unempfindlich geworden. Der Frosch wird jetzt an Land gebracht. Nach 24 Stunden treten bei starker Reizung die ersten Reflexbewegungen wieder auf. Nach 48 Stunden hat sich der Frosch vollständig erholt. Es ist anzunehmen, daß bei diesem Versuch das Gift nicht durch die Haut in den Frosch eingedrungen ist, sondern bei Schluckbewegungen durch den Mund.

24. Versuch: Einem jüngeren Weibchen von *Rana temporaria* wird der Ischiaticus eines Hinterbeins freigelegt, mit Prothoracalsecret befeuchtet und die Wunde dann vernäht. Das Bein ist zunächst gelähmt, erholt sich aber innerhalb 15 Minuten und gewinnt seine Beweglichkeit vollständig zurück, reagiert auch normal auf mechanische Reize. Nach 20 Minuten treten die Reizreflexe am operierten Bein später auf als am gesunden, und von der Wunde ausgehend teilt sich allmählich dem ganzen Froschkörper eine wachsende Müdigkeit mit. Der Frosch schläft ein und liegt nach 25 Minuten in vollständiger Narkose. Nur der Pupillarreflex erfolgt noch normal. Der Herzschlag sinkt langsam von 65 auf 54 und nach 1 Stunde 25 Minuten auf 48, um dann innerhalb 7 Stunden nach Versuchsbeginn auf 68 zu steigen. Der Pupillarreflex ist nach 1 Stunde 25 Minuten schwach und undeutlich, wird dann aber wieder prompt und scharf. 5 Stunden bleibt der Frosch im übrigen in Narkose liegen. Dann erfolgt langsames Erwachen. Nach 7 Stunden beginnt das Tier zu kriechen, und $8^1/_2$ Stunden nach erfolgter Vergiftung hat der Frosch sich völlig

erholt. Er springt und bewegt dabei das operierte Bein vollkommen normal.

25. Versuch: Einem geschlechtsreifen Weibchen von *Rana temporaria* L. wird das Hirn ausgebohrt und die Arteria hypogastrica des linken Beines vom Rücken her abgebunden. Der so vorbereitete Frosch wird an den Hinterextremitäten auf die Geschwindigkeit der Reizreaktion geprüft. Es reagiert auf

	das linke Hinterbein nach Sek.	das rechte Hinterbein nach Sek.
n/100 normal HCl	18 »	19 »
n/50 » »	14,2 »	11,6 »
n/20 » »	3,4 »	4,8 »
n/10 » »	1,4 »	2 »

Der Frosch erhält nunmehr eine 0,006 g große Dosis lufttrockenes Secret (gewonnen von 12 Stück *Dytiscus marginalis*), das mit Wasser aufgenommen und dem Tier per os appliziert wird. Dann wird von 10 zu 10 Minuten wie oben die Reaktionsgeschwindigkeit geprüft. Die erhaltenen Daten sind in der nebenstehenden Tabelle niedergelegt.

$3^1/_2$ Stunden nach der Vergiftung führt das Herz nur noch 16 Schläge pro Minute aus. Der Frosch ist somit sehr schwer vergiftet. Nach 24 Stunden tritt eine gewisse Erholung ein. Die Reflexerregbarkeit ist etwas gesteigert. Der Frosch stirbt dann aber einige Stunden später.

26. Versuch: Einem erwachsenen Männchen von *Rana temporaria* L. wird das Herz freigelegt und in den Ventrikel das Secret mehrerer Käfer injiziert. Nach

0 Minuten.	Herzschlag	58.	
5 Minuten.	»	34.	
17 Minuten.	»	38.	Der Frosch reagiert nur noch auf starke Reize. Pupillarreflex normal.
36 Minuten.	»	40.	Der Pupillarreflex bleibt aus.
1 Stunde.	»	38,	sehr matt.
1 Stunde 15 Min.	»	36.	
1 Stunde 35 Min.	»	31.	
5 Stunden.	»	44.	Keinerlei Reaktion auf mechanische Reize.
7 Stunden 30 Min.	»	34.	Der Pupillarreflex ist zurückgekehrt.
9 Stunden.	»	46,	kräftiger. Die bislang unterbrochenen

	Nach der Vergiftung verflossene Zeit in Minuten	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
Reizdauer in Sek. bis zur Auslösung des Reflexes bei dem																					
n/100 normal HCl	l. Hinterbein	32	32	40	35	27	30	34	29	34	41	25?	48	33	41	60	∞	∞	∞	∞	∞
	r. Hinterbein	37	33	46	45	45	46	31?	37	41	38	48	46	32	26?	45	35	45	∞	∞	∞
n/50 normal HCl	l. Hinterbein												9	13,5	?	13	19	∞	∞	∞	∞
	r. Hinterbein												13	9,8	?	14	14	14	∞	∞	∞
n/20 normal HCl	l. Hinterbein																	9	∞	∞	∞
	r. Hinterbein																	5	9	7	∞
n/10 normal HCl	l. Hinterbein																		4	28	∞
	r. Hinterbein																		?	?	∞

Atemzüge setzen wieder ein. Die Augen sind wieder geöffnet. Außer dem Pupillarreflex ist der Brunstreflex zurückgekehrt. Der Frosch erholt sich.

27. Versuch: Bei diesem und den Versuchen 28—31 wurde mit einem aus dem dekapitierten Frosch nach Abbindung der Arterien herauspräparierten Herzen experimentiert. Das überlebende Herz wurde in Lockesche Lösung, bzw. in vergiftete Lösung gebracht und in der üblichen Weise am Hebelstativ so suspendiert, daß es seine Bewegungen am Kinographion aufzeichnete.

Bei Versuch 27 wird mit dem Herzen eines *Rana temporaria* ♀ gearbeitet. Das Herz bleibt zunächst 5 Minuten in Lockescher Lösung und kommt dann in 5 ccm Lockesche Lösung, die mit dem frisch gewonnenen Secret von vier Stück *Dytiscus marginalis* L. versetzt ist. Aus der vom Herzen gezeichneten Kurve Nr. I, Taf. III ist ersichtlich, daß die vor der Vergiftung mit 34 konstante Zahl der Pulsationen nach dem Einbringen in die vergiftete Lösung ständig fällt und zwar von Minute zu Minute auf 31, 24, 20, 19, 18, 16, 15, 14, 14, 14, 14, 14, 14, 14, 13, 11, 11, 11, 11, 6 und 3, bis das Herz 21 Minuten nach der Vergiftung zum Stillstand kommt. Während dann anfangs mechanische und elektrische Reizungen noch vereinzelte Ausschläge auslösen, reagiert das Herz nach 33 Minuten überhaupt nicht mehr. Es ist tot. Die Kurve lehrt weiter, daß die Intensität der Ausschläge sehr bald nach Beginn der

Vergiftung bis auf das Doppelte steigt, daß dann die Höhe ziemlich konstant bleibt, bis das Herz in Diastole stirbt.

28. Versuch: Die zweite Kurve, Taf. III, veranschaulicht die Wirkung des am 4. März 1911 gewonnenen und in wässeriger Lösung aufbewahrten Secrets von 14 Stück *Dytiscus marginalis* (var. *semistriatus* ♀) auf das Herz eines geschlechtsreifen *Rana temporaria* ♀. Am 16. März 1911 wird das Secret aufgekocht, mit etwa 5 ccm Lockescher Lösung versetzt und zum Versuch benutzt. Das Herz führt vor der Vergiftung 25 Schläge pro Minute aus, nach der Vergiftung 23, 23, 23, 22, 21, 18, 12, 11, 10, 10, ?, ?, 11, 12, 12, 11, 9, 8, 5 (und 2 Vorhofschläge), 4 (und 1 Vorhofschlag), 1, 5, und 2. Nach 23 Minuten steht das Herz. Mechanische Reize setzen es noch weitere 12 Minuten in unregelmäßigen Gang, dann löst Kampfer noch einige Kontraktionen aus, nach 40 Minuten ist das Herz aber tot und bleibt in Diastole stehen. Wie bei Versuch 25 ist auch hier die Intensität der Ausschläge nach der Vergiftung zunächst gewachsen. Sie nimmt erst nach 13 Minuten wieder ab, bleibt aber bis zum Absterben des Herzens über normal. Es werden also nicht der Herzmuskel als solcher, sondern die cytomotorischen Centren der autonomen Bewegung durch das Gift angegriffen.

29. Versuch: Im Anschluß an den Versuch 28 wird mit demselben Secret am 16. März 1911 das Herz eines ungarischen *Rana esculenta* ♀ gelähmt. Vor der Vergiftung werden in je einer Minute 24, 22, 23, 24, 23, 23, 23, 21, 19, 19, 18, 17, 17, 17, 17, 17, 17, 17 etwas unregelmäßige und ungleiche Schläge gezählt. Nach der Vergiftung (siehe Kurve III, Taf. IV) beträgt die Zahl der Pulsationen in der gleichen Zeiteinheit: 17, 20, 21, 22, 23, 23, 22, 22, 22, 21, 20, 18, 18, 18, 17, 17, 17, 16, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 15, 14, 13, 12, 12, 12, 11, 11, 10, 10, 10, 9, 9, 9, 7, 7, 8, 8, 9, 8, 8, 7, 7, 7, 7, 6, 3. 53 Minuten nach Beginn der Vergiftung steht das Herz in Diastole. In frische Lockesche Lösung gebracht (*Lockes*), mit Kampfer behandelt (*K*) und der Luft (*Luft*) ausgesetzt, sowie mechanisch gereizt (1. *R.*, 2. *R.*) erholt es sich indessen langsam wieder und führt, in Lockesche Lösung zurückgebracht (*Lockes*), 1$^3/_4$ Stunden nach der ersten Vergiftung wieder durchschnittlich neun Schläge in der Minute aus. Die Intensität der Schläge ist fast wieder normal, nachdem sie bei Beginn der Vergiftung auf kurze Zeit (8 Minuten) gefallen, dann 5 Minuten auf normal gestiegen und nachher wieder bis zur Entgiftung stetig gefallen war.

30. Versuch: Am 18. März 1911 wird das mit 5 ccm Lockescher Lösung gemischte Secret mehrerer Käfer auf das isolierte Herz eines geschlechtsreifen *Rana temporaria* ♀ wirken gelassen, nachdem mit

derselben Lösung bereits ein andres Froschherz vergiftet ist. Aus der Kurve IV, Taf. V ist abzulesen, daß das unvergiftete Herz 31 Schläge in der Minute ausführt, nach der Vergiftung in der gleichen Zeiteinheit: 27, 25, 20, 17, 16, 15, 15, 14, 14, 13, 12, 12, 13, 14, 13, 13, 13, 12, 13, 12, 13, 12, 12, 10, 8, 6, 6, 6, 5, 5, 4, 3, 5, 3, 3, 1. 36 Minuten nach Beginn der Vergiftung bleibt das Herz in Diastole stehen, läßt sich aber durch verschiedene Reizmittel (Lockes, Luft, Kampfer) noch wieder beleben und bis zu sieben kräftigen Kontraktionen in der Minute bringen, ist indessen nach 75 Minuten tot. Man beachte, daß ebenso wie bei den Kurven I—III auch hier wieder die Intensität der Kontraktionen nach der Vergiftung zeitweilig über normal gesteigert ist (2.—19. Minute).

31. Versuch: Am 13. März 1911 wird das Herz eines *Rana temporaria* ♀ in 5 ccm Lockes Lösung gebracht, die mit dem 48 Stunden zuvor von vier Stück *Dytiscus marginalis* gewonnenen Secret versetzt ist. Das Herz führt vor der Vergiftung 54 Schläge in der Minute aus, nach Beginn der Vergiftung (s. Kurve V, Taf. VI) 37, 37, 35, 35, 26 und 15. Bereits nach 6 Minuten stockt der Herzschlag. In Lockescher Lösung erholt sich das Herz bis zu 20 Schlägen in der Minute. 30 Minuten nach der ersten Vergiftung wird das Herz in das Gift zurückgebracht. Bereits nach wenigen Stunden kommt es wieder zum Stillstand. Es erholt sich dann wieder in der physiologischen Lösung, wird 46 Minuten nach Versuchsbeginn erneut vergiftet, steht fast momentan, erholt sich aber in Lockescher Lösung wieder innerhalb 15 Minuten bis zu zehn Schlägen pro Minute. Diese Ver- und Entgiftung läßt sich noch zweimal wiederholen. 1 Stunde 25 Minuten nach der Vergiftung ist das Herz aber nur noch elektrisch reizbar und nach 1 Stunde 45 Minuten tot. Man beachte, daß auch bei dieser Kurve sich die Tendenz des Giftes, die Intensität der Herzschläge zu verstärken, bemerkbar macht. Der Effekt wird wegen der chokartigen Wirkung der Giftlösung erst im Laufe der ersten Entgiftung sichtbar.

Der Herzschlag ist in Textfig. 3 graphisch dargestellt. Die Momente, in denen das Herz in die Giftlösung gebracht wird, sind durch †, die Entgiftungen mit Lockescher Lösung durch ↑ gekennzeichnet.

E. Fische.

XIV. Versuchstier: *Leuciscus erythrophthalmus* (Rotauge).

32. Versuch: 11. Juli 1911. — 50 ccm Leitungswasser werden mit dem frisch gewonnenen Secret von neun Stück *Dytiscus marginalis* ♂

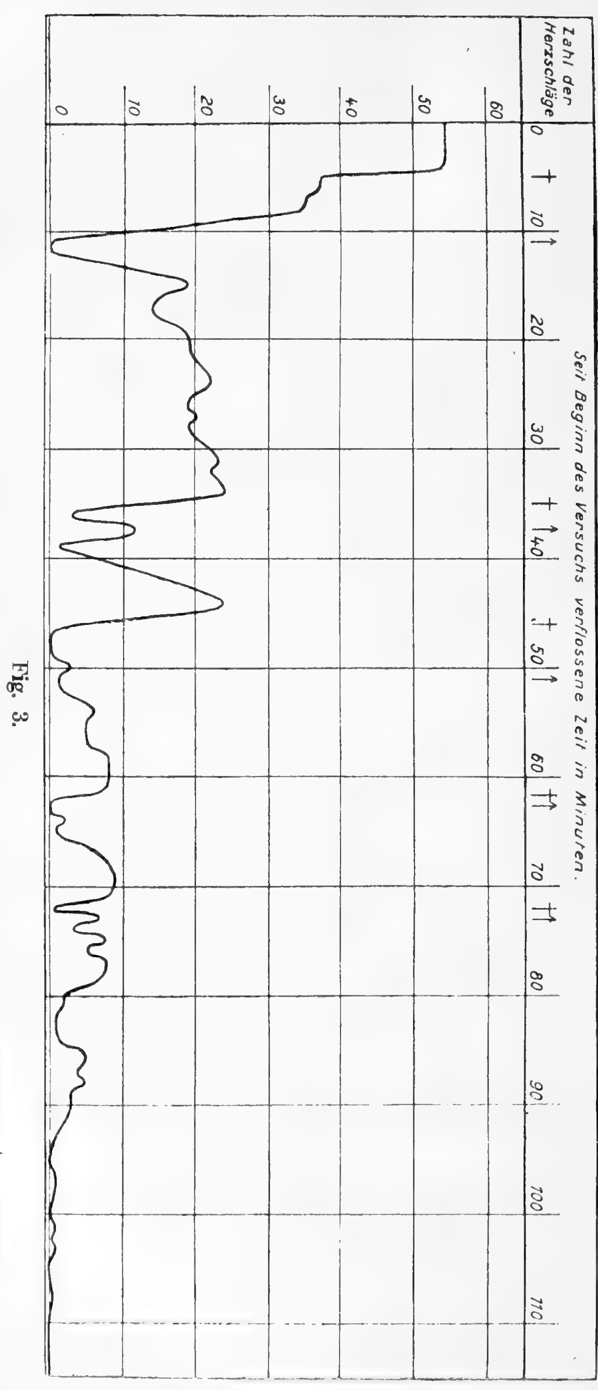


Fig. 3.

Graphische Darstellung des Herzschlags bei dem in Versuch 31 per os vergifteten *Rana temporaria* ♀. †, Vergiftung; ↑, Entgiftung.

versetzt (Secretkonzentration[1]: etwa 0,01%). In die so bereitete Lösung wird ein 35 mm langer Cyprinide (*Leuciscus?*) gebracht. Der Fisch gerät sogleich in lebhafteste Unruhe, ermattet aber dann sehr schnell. Nach einer Minute liegt das Tier bereits auf der Seite. Nach 12 Minuten steht der Atem und einige Minuten später setzt auch das Herz aus, obgleich der Fisch bereits 12 Minuten nach Versuchsbeginn in reines Wasser zurückgebracht wurde. Das Tier ist tot.

33. Versuch: 11. Juli 1911. — 15 ccm Leitungswasser werden mit dem frisch von drei Stück *Dytiscus semisulcatus* Müller gewonnenen Secret versetzt. Ein in die somit 0,01%ige Lösung gebrachter Cyprinide gleicher Species und Größe wie in Versuch 32 wird bald unruhig, ermattet dann und liegt nach 5 Minuten auf der Seite. Nach 10 Minuten wird der Atem unregelmäßig und steht nach 25 Minuten, während das Herz noch pulsiert. Obgleich der Fisch jetzt in frisches Wasser gebracht wird, erholt er sich nicht wieder. Nach 3 Stunden wird der inzwischen eingetretene Tod sichergestellt.

34. Versuch: Zwei Petrischalen A und B werden mit je etwa 30 ccm Wasser gefüllt, mit *Elodea densa* und mit je einem 30 mm langen Cypriniden (*Leuciscus?*) besetzt. Eine halbe Stunde nach Versuchsbeginn wird in das Gefäß B das Secret eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* L. geträufelt. Der Fisch flieht das Secret, das sich indessen infolge der Aufregung des Tieres schnell im Wasser verteilt (Secretkonzentration 0,0017%). 7 Minuten nach der Vergiftung des Wassers wird der Atem des Fisches mühsam und stoßweise. In der Kiemenregion treten schleimige Absonderungen auf. Nach 10 Minuten beginnt das Tier zu taumeln und fällt nach 12 Minuten auf die Seite. Ich zähle jetzt 125 Atemzüge. Der Fisch wird zur Entgiftung in das Gefäß A gebracht, erholt sich aber nicht wieder. Der Atem geht mehr und mehr zurück und steht 30 Minuten nach Beginn der Vergiftung ganz. 11 Minuten später steht auch das Herz. Der Fisch ist tot.

Inzwischen wurde der bis dahin muntere Bewohner des Gefäßes A in das vergiftete Wasser der Schale B gebracht. 15 Minuten später legt er sich auf die Seite und wird jetzt sogleich in das unvergiftete Wasser zurückversetzt. Trotzdem erholt er sich nicht wieder und stirbt 3—4 Stunden nach der erfolgten Vergiftung.

35. Versuch: Ein größerer Glascylinder wird mit 500 ccm Leitungswasser gefüllt, mit einem frischen Trieb von *Elodea densa* und mit einem 30 cm langen Cypriniden (*Leuciscus erythrophthalmus*) besetzt. Am 22.

[1] Die Angaben über Secretkonzentration beziehen sich auf lufttrockenes Secret.

September 1913 6 Uhr 35 Minuten wird in das Gefäß das reichliche Secret (etwa 0,0005 g Trockensubstanz auf 500 g Wasser = 0,0001 %) eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♂ geträufelt. Das Wasser nimmt schwach den Secretgeruch an. Der Fisch zeigt keine Unruhe, ermattet aber allmählich. Die Zahl der Atemzüge geht von 100 nach 5 zu 5 Minuten auf 95, 90, 85 und 80 zurück, bleibt von 7 Uhr 15 Minuten bis 8 Uhr 35 Minuten mit 85 konstant und sinkt bis 10 Uhr weiter auf 70. Am 23. September morgens um 8 Uhr sind die Schwimmbewegungen des Tieres noch sehr müde. Gegen Mittag erholt es sich aber und ist abends ganz munter, desgleichen an den folgenden Tagen. Am 1. Oktober hat das Wasser den Secretgeruch völlig verloren. Das Gift dürfte sich zersetzt haben. Der Fisch ist munter. Der Versuch wird abgebrochen.

36. Versuch: In das von 25 Käfern gesammelte, mit Wasser auf 5 ccm verdünnte, zweimal kurz aufgekochte und dann dreimal 24 Stunden sich selbst überlassene Secret wird nach nochmaligem 5 Minuten langem Kochen und erneuter Verdünnung auf 5 ccm Flüssigkeit ein 30 mm langer Cyprinide (*Leuciscus*?) gebracht. Die Konzentration der Lösung in bezug auf lufttrockenes Secret beträgt etwa 0,25%. Bereits nach 10—15 Sekunden ist der Fisch tödlich vergiftet.

37. Versuch: Das von vier frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♂ reichlich abgegebene Secret (etwa 0,002 g Trockensubstanz) wird in konzentrierter wässeriger Lösung auf dem Wasserbade langsam auf 100° erhitzt und 5 Minuten in langsamem Sieden gelassen. Dann wird das Secret mit Leitungswasser stark verdünnt und in die so bereitete Lösung ein 35 mm langer Cyprinide gesetzt. Nach 2 Stunden liegt der Fisch auf der Seite und reagiert auf mechanische Reize nicht mehr. Das Herz pulsiert noch. Die 62 Schläge pro Minute sind regelmäßig und kräftig. Der Fisch wird in frisches Wasser gebracht, erholt sich indessen nicht wieder.

Ein zweiter in dieselbe Versuchsflüssigkeit gebrachter Fisch der gleichen Art und Größe zeigt zunächst lebhafte Beschleunigung der Kiemenatmung, liegt nach einer halben Stunde erschöpft auf der Seite, während die Kiemenatmung stockt, und reagiert bereits nach einer Stunde auf keinerlei Reize mehr. Das Herz steht. Der Fisch wird in frisches Wasser gebracht, stirbt aber wie der erste, obgleich er nur halb so lange in dem vergifteten Wasser geweilt hat.

38. Versuch: Die Petrischalen I, II und III werden je mit 30 ccm Wasser gefüllt und je mit einem *Elodea*-Trieb und einem Cypriniden (*Leuciscus*?) besetzt. Alle drei Fische sind gleich groß und gleich kräftig. Eine Stunde später wird das Wasser der Schalen I und II je mit einer

gleichgroßen Secretmenge versetzt, von denen die der Schale I frisch gewonnen, die der Schale II aber vorher mit Schwefeläther, Schwefelkohlenstoff und Petroläther ausgeschüttelt und bei 100° zur Trockene eingedampft ist. Das Verhalten der Fische zeigt die nachstehende Übersicht. Die Wasservergiftung wird 10 Uhr 11 Minuten vorgenommen.

	Fisch I	Fisch II.	Fisch III.
9 Uhr 15 Min.	Munter.	Munter.	Munter.
10 Uhr 10 Min.	»	»	»
10 Uhr 15 Min.	Sehr unruhig.	Sehr unruhig.	»
10 Uhr 30 Min.	Taumelt.	Sehr unruhig.	»
10 Uhr 33 Min.	Schwimmt auf dem Rücken, sehr matt.	Taumelt.	»
10 Uhr 45 Min.	Atmet mühsam.	Taumelt.	»
11 Uhr 50 Min.	Der Atem stockt.	Atmet mühsam.	»
12 Uhr.	Noch mechanisch reizbar.	Noch mechanisch reizbar.	»
2 Uhr 40 Min.	Nur noch elektrisch reizbar.	Nur noch elektrisch reizbar.	»
4 Uhr.	Tot.	Tot.	»

XV. Versuchstier: *Phoxinus laevis* L. (Elritze).

39. Versuch: Einem 60 mm langen Fisch wird etwas wässerige Secretlösung per os eingegeben. Der anfangs durch den Chok betäubte Fisch erholt sich innerhalb 12 Minuten und schwimmt normal. Nach weiteren 10 Minuten erkrankt das Tier unter Vergiftungserscheinungen. Es liegt auf der Seite am Gefäßboden und atmet hastig. Nach 1 Stunde 15 Minuten liegt der Fisch regungslos am Grund. Auf mechanische Reize reagiert er durch schwache Bewegungen des Schwanzes. Nach 3 Stunden beginnt das Tier sich zu erholen und ist am folgenden Tage wieder völlig gesundet.

40. Versuch: Das von 24 Käfern frisch gewonnene Secret wird zweimal aufgekocht, abgekühlt und mit Wasser auf 5 ccm Flüssigkeit gebracht. In diese 0,24%ige Lösung kommt auf 15 Sekunden ein 25 mm langer Cyprinide (*Phoxinus*?). Nach 20 Sekunden steht das Herz: der Fisch ist tot.

41. Versuch: Ein 20 mm langer Fisch der gleichen Art wird in ein Gefäß mit 15 ccm Wasser gebracht, in dem das Secret eines Käfers gelöst ist (Konzentration der Lösung 0,01%). Bereits nach 15 Sekunden schwimmt der Fisch auf dem Rücken, nach 5 Minuten kommen

die Atembewegungen zum Stillstand, während das Herz nach 9 Minuten noch schwach pulsiert. Der Fisch stirbt.

42. Versuch: Zwei Wassergläser I und II werden mit *Elodea densa* besetzt und mit je 100 ccm Leitungswasser gefüllt. In jedes Glas wird ein 25 mm langer Fisch (Elritze?) gebracht. Am 22. September 1913 5 Uhr 35 Minuten wird das Wasser in Glas I mit dem Secret eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♂ versetzt und somit eine 0,0005%ige Secretlösung bereitet.

	Fisch in Glas I.	Fisch in Glas II.
5 Uhr 35 Min.	Munter.	Munter
5 Uhr 40 Min.	Der Fisch wird unruhig. Er atmet mit aufgesperrten Kiemendeckeln kräftig und beschleunigt.	»
5 Uhr 55 Min.	Das Tier ermattet. Das Spiel der Brustflossen setzt zeitweilig aus.	»
6 Uhr 5 Min.	Der Atem ist beschleunigt aber matt. Das Spiel der Brustflossen ist eingestellt. Das Tier taumelt beim Schwimmen.	»
6 Uhr 50 Min.	Der Atem ist stark verlangsamt. Der Fisch schwimmt zumeist auf der Seite.	»
7 Uhr 20 Min.	Der Fisch ist tot.	»

43. Versuch: In die beim 35. Versuch benutzte 0,0001%ige Lösung wird gleichzeitig mit dem *Leuciscus* eine kleine Elritze gebracht. Des Tieres bemächtigt sich bald eine steigende Unruhe, die erst nach $1^1/_2$ Stunden in Ermattung umschlägt. Der Fisch macht jetzt 60 Atemzüge, $1^1/_2$ Stunden später nur noch 45 Atemzüge in der Minute. Nach 12 Stunden liegt das Tier schwerkrank auf der Seite, erholt sich dann aber langsam und ist nach 24 Stunden wieder ganz munter, ohne inzwischen in frisches Wasser gebracht zu sein.

XVI. Versuchstier: *Gasterosteus pungitius* L. (Kleiner Stichling).

44. Versuch: In das 24 Käfern abgezapfte, kurz aufgekochte und auf 5 ccm Flüssigkeit verdünnte Secret, d. h. in eine 0,24%ige Secretlösung wird ein 25 mm langer Stichling gebracht. Der Fisch ist bereits nach 20 Sekunden unfähig zu jeglicher Reizreaktion und kann nicht mehr zum Leben erweckt werden. Ein zweiter, 40 mm langer Stichling, der in dieselbe Giftflüssigkeit gebracht wird, stirbt ebenfalls,

obgleich er bereits nach wenigen Minuten wieder in frisches Wasser zurückversetzt wird.

45. Versuch: In die 0,0005%ige Lösung I des 42. Versuches wird auch ein *Gasterosteus pungitius* von 20 mm Länge gebracht. Das Tier verhält sich ganz ähnlich wie die Elritze, erkrankt aber später und nicht so schwer wie diese. Nach 2 Stunden liegt der Fisch auf der Seite. Während die Elritze innerhalb 12 Stunden stirbt, überwindet der Stichling die Krisis und hat sich nach 12 Stunden bereits nahezu vollständig erholt. Das im Wasser gelöste Gift dürfte sich inzwischen zersetzt haben, da der aromatische Geruch geschwunden ist.

XVII. Versuchstier: *Cyprinus carassius* L. (Karausche).

46. Versuch: Am 31. März 1913 wird das Secret eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♂ einer 40 mm langen Karausche per os appliziert. Obgleich ein Teil gleich wieder durch die Kiemen abfließt und ein Kontrollversuch die Unschädlichkeit der Applikation von giftfreiem Wasser zeigt, erkrankt der Fisch fast momentan. Das Tier liegt sogleich auf der Seite und schwimmt nur, wenn es aufgestört wird. Nach 12 Stunden beginnt der Fisch sich zu erholen.

47. Versuch: Am 31. März wird in 5 ccm Wasser, das mit dem Gift eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* ♂ (Konzentration der Lösung 0,001%) versetzt ist, eine 30 mm lange Karausche eingebracht. Der Fisch gerät sogleich in große Erregung. Er atmet schwer und hastig und versucht zu fliehen. Nach 20 Minuten liegt das Tier auf der Seite und schwimmt nur, wenn es aufgestört wird. Nach 30 Minuten steht der Atem. Nach 2 Stunden reagiert der Fisch nur noch auf starke Reize. Er wird jetzt in frisches Wasser zurückgebracht und erholt sich hier langsam, ist aber noch nach 12 Stunden ziemlich krank.

48. Versuch: 100 ccm Wasser werden mit dem frisch gewonnenen Secret von zwei Stück *Dytiscus dimidiatus* versetzt. In die somit 0,001%ige Lösung kommt eine 50 mm lange Karausche. Der Fisch wird anfangs unruhig, ermattet aber nach einer halben Stunde, beginnt nach einer Stunde zu taumeln und liegt nach 2 Stunden auf der Seite. Auf mechanische Reize reagiert das Tier noch ziemlich lebhaft. Es wird jetzt in frisches Wasser gebracht. Nach weiteren 7 Stunden liegt der Fisch noch auf der Seite am Grunde, erholt sich dann aber innerhalb 12 Stunden vollkommen.

Eine etwas größere Karausche, die ebenfalls in das vergiftete Wasser gebracht wird, erkrankt in der gleichen Weise, liegt nach 2 Stun-

den ebenfalls auf der Seite am Gefäßgrund, erholt sich, in frisches Wasser zurückversetzt, dann aber ebenfalls innerhalb 12 Stunden.

XVIII. Versuchstier: *Lota vulgaris* Cuc. (Quappe).

49. Versuch: Einer 130 mm langen und 50 g schweren Aalquappe wird per os das in 1 ccm Wasser gelöste Secret von 5 Stück *Dytiscus circumcinctus* (= etwa 0,067 g reine Giftflüssigkeit) appliziert. Der Fisch ist einige Stunden hindurch etwas träge, erholt sich aber vollständig.

XIX. Versuchstier: *Esox lucius* L. (Hecht).

50. Versuch: Einem 100 g schweren Hecht wird das frische Secret (= etwa 0,16 g) von 12 Stück *Dytiscus dimidiatus* per os eingegeben. Der Hecht erkrankt fast momentan, verhält sich 40 Minuten wie gelähmt, erholt sich dann aber langsam bis zur völligen Wiederherstellung.

XX. Versuchstier: *Misgurnus fossilis* L. (Schlammpeitzger).

51. Versuch: Ein einige Tage zuvor gefangener Schlammpeitzger wird in ein Gefäß mit 100 ccm Wasser gebracht, das mit dem Secret eines *Dytiscus marginalis* ♂ (= etwa 0,013 g Secretflüssigkeit) versetzt ist. Nach einer Stunde ist der Fisch tot, während ein gleichgroßes, derweilen in 100 ccm unvergifteten Wassers gehaltenes Exemplar durchaus munter bleibt.

F. Niedere Tiere.

XXI.—XXIII. Versuchstier: *Nyctotherus cordiformis*, *Opalina ranarum* F. St. und Nematoden.

52. Versuch: Die überlebenden Darmparasiten eines tödlich vergifteten *Rana temporaria* werden mit konzentriertem Schrecksecret versetzt. Während die Ciliaten *Nyctotherus cordiformis* und *Opalina ranarum* innerhalb einer Minute absterben, bewegen sich die durch die dicke Cuticula geschützten parasitären Nematoden noch nach 10 Minuten sehr lebhaft.

XXIV. Versuchstier: Ephemeridenlarven.

53. Versuch: Etwa 30 ccm Wasser werden mit dem Secret eines frisch gefangenen *Dytiscus marginalis* L. versetzt. Die so entstandene Lösung ist etwa 0,0017%ig bezogen auf lufttrockenes Secret. In diese Flüssigkeit kommen zwei kleine Eintagsfliegenlarven. Sie werden durch das Gift, das hinreicht, mehrere junge Rotaugen innerhalb einer

Stunde zu töten, nicht angegriffen. Die Tiere bleiben 4 Tage in der Flüssigkeit, ohne zu erkranken.

XXV. Versuchstier: Larve von *Aeschna* (Libelle).

54. Versuch: Das Secret zweier *Dytiscus marginalis* L. (= etwa 0,001 g lufttrockene Substanz) wird mit physiologischer Kochsalzlösung aufgenommen und einer *Aeschna*-Larve in die abdominale Leibeshöhle injiziert. Nach einer Stunde ist die Larve schwer erkrankt, reagiert nur auf sehr starke Reize, und die Muskulatur ist vollständig erschlafft. Nach 12 Stunden hat sich das Tier aber wieder etwas erholt und ist nach 24 Stunden ziemlich munter. Nach 36 Stunden stirbt die Larve, wahrscheinlich an Sepsis.

55. Versuch: Das von 24 frisch gefangenen Käfern gewonnene Secret (= etwa 0,32 g Flüssigkeit, 0,012 g lufttrockene Substanz) wird zweimal aufgekocht und dann abgekühlt. In die nahezu 100%ige Lösung wird auf eine Stunde eine Larve von *Aeschna* (spec. *depressa*?) gebracht. Das dann an Land gebrachte Tier ist völlig leblos und erholt sich nicht wieder.

XXVI. Versuchstier: Phryganidenlarve.

56. Versuch: In eine mit vorher 5 Minuten gekochtem Secret angesetzte Lösung, in der zwei junge Rotaugen innerhalb einer Stunde tödlich vergiftet sind, wird eine große Phryganidenlarve gebracht. Diese zeigt weder sogleich noch später irgend welche Krankheitserscheinungen. Sie ist am 4. ebenso lebhaft wie am 1. Versuchstag.

XXVII. Versuchstier: *Notonecta glauca* L. (Rückenschwimmer).

57. Versuch: In die Versuchsflüssigkeit des 55. Versuchs wird eine *Notonecta* auf 10, eine zweite auf 60 Minuten gebracht. Beide sind nach 10 Minuten vollständig erschlafft und unfähig zu jeglicher Bewegung. Während aber der zweite Rückenschwimmer nicht wieder erwacht, erholt sich der erste innerhalb 20 Minuten vollständig. Zu bemerken ist, daß dieses Tier sich nicht etwa tot gestellt hatte, sondern langsam erschlafft war.

XXVIII.—XXX. Versuchstier: *Laccophilus* spec., *Agabus* spec., *Ilybius* spec.

58. Versuch: In die Versuchsflüssigkeit des 55. Versuchs werden nacheinander ein *Laccophilus*, ein junger *Ilybius* und ein *Agabus* gebracht. Der *Lacophilus* ist auch nach einer Stunde nur wenig ermattet;

die beiden andern Käfer aber bewegen sich nach der gleichen Zeit fast gar nicht mehr und leiden an starker Atemnot.

XXXI. Versuchstier: *Dytiscus marginalis* L. (Gelbrand).

59. Versuch: Am 28. Februar 1911 wird einem Gelbrandmännchen das von einem andern Individuum der gleichen Art gewonnene Secret in die abdominale Leibeshöhle gespritzt. Der Käfer zeigt in seinem Verhalten weder sogleich noch später irgend eine Veränderung gegenüber der Zeit vor der Operation. Auch am 1. März ist das Tier noch durchaus munter, am 2. März erkrankt es unter Lähmungserscheinungen, die am 3. März zum Tode führen und wahrscheinlich auf eine Infektion zurückzuführen sind.

XXXII. Versuchstier: *Dytiscus circumcinctus* Ahr.

60. Versuch: Am 5. März 1911 wird einem $1^1/_2$jährigen *Dytiscus circumcinctus* ♀ das mit physiologischer Kochsalzlösung aufgenommene Secret eines *Dytiscus marginalis* L. durch die Tergite in die Leibeshöhle gespritzt. Das Tier erkrankt weder sogleich noch innerhalb der nächsten 48 Stunden, geht aber dann innerhalb 12 Stunden ein, wahrscheinlich an Sepsis.

61. Versuch: Das von zehn Gelbrändern gewonnene Secret (= etwa 0,13 g unverdünnte Substanz) wird 4 Uhr 35 Minuten einem *Dytiscus circumcinctus* ♀ durch die Tergite in das Abdomen injiziert. Der Käfer wird dann ins Wasser zurückversetzt. Das Tier schwimmt zunächst aufgeregt umher, beruhigt sich aber nach 2 Minuten vollständig. Nach 25 Minuten beginnt es zu ermüden, reagiert selbst auf starke Reize ziemlich träge, führt aufgestört aber normale Schwimmbewegungen aus. 5 Uhr 15 Minuten reagiert das Tier selbst auf starke mechanische Reize nur schwach, 6 Uhr 30 Minuten fast gar nicht mehr. Da zu befürchten ist, daß das Tier im Wasser erstickt, wird es ans Land gebracht. Um 7 Uhr 30 Minuten ist der Käfer noch sehr matt, beginnt aber langsam sich zu erholen und sucht, gereizt, sich kriechend fortzubewegen, »schläft« aber immer sogleich wieder ein. Am andern Morgen um 10 Uhr, das heißt nach $17^1/_2$ Stunden, ist das Tier wieder völlig munter.

Kontrollversuch: Einem zweiten Käfer wird die gleiche Flüssigkeitsmenge wie oben, aber unvergiftetes Wasser injiziert. Das Tier erkrankt nicht.

Zusammenfassung der experimentellen Resultate.

Alle vorstehend mitgeteilten Versuche ergeben übereinstimmend, daß das in den prothoracalen Komplexdrüsen des *Dytiscus* gebildete

Secret unabhängig von der Species, sowie dem Geschlecht des Käfers und unabhängig von der Jahreszeit auf andre Tiere schädlich wirkt. Das Secret ist giftig. Der Grad der Giftigkeit hängt von der Applikationsmethode und von der systematischen Stellung des Versuchstieres ab. Die Vergiftung erfolgt im allgemeinen am schnellsten und intensivsten bei intravasculärer oder in den Verdauungstractus erfolgter Einführung des Secrets und ist am schwächsten bei subcutaner Injektion (Versuch 21 und 22). Werden die Versuchstiere in toto in die Secretflüssigkeit gebracht, so nimmt das Gift durch den Mund seinen Weg in den Körper (Versuch 7, 10, 12, 13, 23, 32—38, 40—45, 47, 48, 51, 57 und 58). Schädliche Beeinflussung des Tierkörpers wurde in allen eingehender untersuchten Tierklassen festgestellt, doch wechselte die Anfälligkeit mit den Versuchstieren. Am stärksten reagierten auf das Gift die Fische (Versuch 32—51) und Amphibien (Versuch 6—31), weniger stark die Insekten (Versuch 53—61) und Reptilien (Versuch 5 und 6), am schwächsten die Warmblüter (Versuch 1—4). Unter den Würmern wurden nur die sehr widerstandsfähigen parasitären Nematoden untersucht, unter den Protozoen nur die ebenfalls ziemlich resistenten Ciliaten *Opalina ranarum* und *Nyctotherus cordiformis* (Versuch 52). Innerhalb der Tierklassen verhielten sich die Versuchstiere ziemlich gleichartig, doch ergaben sich auch hier im einzelnen Unterschiede in bezug auf die Anfälligkeit, abgesehen davon, daß große Tiere sich im allgemeinen widerstandsfähiger erwiesen als kleine. *Aeschna*-Larven und *Notonecta* fallen dem Gift leichter zum Opfer als Phryganidenlarven (Versuch 56), Ephemeridenlarven (Versuch 53) und die kleinen Käfer *Laccophilus*, *Agabus* und *Ilybius* (Versuche 55, 57, 58). Unter den Fischen ist *Gasterosteus* zäher als *Leuciscus* und dieser seinerseits zäher als *Phoxinus* (Versuche 42, 45, 51). Die untersuchten Amphibien lassen sich nach steigender Anfälligkeit in die Reihe *Triton cristatus*, *T. alpestris*, *T. taeniatus*, *Rana*, *Bufo* und *Hyla arborea* ordnen (Versuch 6—31).

Die minimale toxische Dosis wurde für kein Versuchstier sicher ermittelt, liegt aber für ein erwachsenes *Rana temporaria* ♀ niedriger als $^1/_2$ mg lufttrockene Substanz. Das Secret eines Käfers kann einen erwachsenen Frosch bis zum Bild vollständiger Narkose vergiften. Ein 30 mm langer *Leuciscus* erkrankt in einer 0,0001%igen Secretlösung unter leichten, eine gleich große Elritze dagegen unter sehr schweren Erscheinungen (Versuch 35 und 43). Weniger als 0,0005 g reichen per os appliziert aus, eine 60 mm lange Elritze nachhaltig zu vergiften (Versuch 39). Eine 40 mm lange Karausche wird durch

dieselbe Giftmenge deutlich geschädigt (Versuch 46). Ephemeridenlarven können, ohne Schaden zu nehmen, stundenlang in einer 0,0017-prozentigen Secretlösung verweilen (Versuch 53). 0,001 g Secretlösung bewirken bei abdominaler Injektion bei *Aeschna*-Larven schwere Erkrankungen (Versuch 54).

Als tödliche Dosis wurden für einen erwachsenen *Rana temporaria* 6 mg Trockensecret ermittelt (Versuch 18). In einer 0,0005%igen wässerigen Secretlösung gehen 30 mm lange Elritzen und ein erwachsener Schlammpeitzger innerhalb 2 Stunden ein (Versuch 42 und 51). 30 und 50 mm lange Karauschen sterben in 0,001%iger Lösung langsam ab (Versuch 47 und 48). Der Aufenthalt in einer 0,01%igen Lösung vergiftet 35 mm große Rotaugen und 20 mm lange Elritzen innerhalb 12—25 Minuten tödlich (Versuch 32 und 41). Eine 0,25%ige Lösung zeitigt für diese Fische und für *Gasterosteus* schon innerhalb 10—20 Sekunden denselben Effekt (Versuch 40 und 44). Der Aufenthalt in einer absoluten Giftlösung tötet Libellenlarven und Rückenschwimmer innerhalb einer Stunde (Versuch 55 und 57).

Dytiscus selbst ist gegen das von ihm produzierte Gift keineswegs immun. Zum mindesten wirken die Secrete auf artfremde Species schädlich. Wenn auch das Secret eines Käfers einen andern nicht nachweislich zu schädigen vermag (Versuch 60), so bewirkt doch zum Beispiel die Injektion des von zehn *Marginalis*-Individuen gewonnenen Secrets in die Leibeshöhle eines *Dytiscus circumcinctus* eine schwere Vergiftung des Versuchstiers (Versuch 61).

Das Krankheitsbild ist unabhängig vom Versuchstier und der Art der Beibringung des Giftes im wesentlichen immer das gleiche oder doch sehr ähnlich.

Lokale Erscheinungen treten im Vergiftungsbild sehr zurück. Auf ein einfaches Bestreichen der Körperhaut mit Secret reagierte kein Versuchstier. Bei den Wirbeltieren trat Reaktion ein, wenn das Gift auf die Schleimhäute des Auges und des Mundes gebracht wurde. Die mit dem Secret in Berührung gekommenen Partien, insbesondere die Zunge, röteten sich und schienen die Tiere zu schmerzen. Die Kiemen der Fische bedeckten sich mit dickem Schleim und die Frösche und Molche suchten sich durch Aufsperren des Maules, Herausklappen der Zunge und zuweilen (*Hyla*) durch Abwischen dieses Organs mit den Vorderextremitäten oder am Gras von den Reizstoffen zu befreien. Zuweilen beobachtete ich auch Schaumaustritt aus dem Maul. — Örtliche Schwellungen und Entzündungen bei subcutaner Injektion, wie sie das Spinnen- und Bienengift auslöst, blieben aus.

Das allgemeine Krankheitsbild läßt sich in seiner stufenweisen Entwicklung am besten bei der Vergiftung per os verfolgen, weil durch diese Art der Applikation die Versuchstiere am wenigsten mechanisch beunruhigt werden. Alle Tiere verraten sogleich nach Aufnahme der Flüssigkeit lebhaftes Übelbefinden und geraten in mehr oder minder starke Aufregung. Herzschlag und Atmung sind bei Warmblütern (Versuch 2 und 3), Fröschen (Versuch 16) und Fischen (Versuch 37, 42, 47) auf kurze Zeit oft beschleunigt. Nach einiger Zeit weicht diese Steigerung der Reizbarkeit einer Herabsetzung aller Lebensäußerungen. Die Tiere rühren sich nur ungern und zeigen bei allen Bewegungen eine wachsende Müdigkeit und Unsicherheit. Der Gleichgewichtssinn scheint getrübt. Die Frösche schlagen beim Springen mit der Schnauze auf den Boden auf, und die Fische taumeln im Wasser wie trunken. Die Herzpulsationen nehmen bei anfangs gesteigerter Intensität (Kurve I—V) an Zahl sehr bald ab und gehen weit unter normal zurück. Gleichzeitig wird der anfangs beschleunigte Atem langsam, mühsam, keuchend und endlich stockend. Allmählich verlieren die Tiere jegliche Fähigkeit zu selbständiger Ortsbewegung. Sie scheinen »einzuschlafen«. Schließlich bleiben auch die Reflexbewegungen aus, bei den Fröschen zuletzt sogar der Pupillarreflex. Die Vergiftung bietet das Bild einer vollständigen Narkose. Bei den Wirbeltieren scheint die Lungenatmung sistiert zu sein, das Herz aber pulsiert noch, wenn auch mit stark herabgesetzter Schlagzahl und verminderter Intensität (Versuch 16, 17, 18 und in Kurve I—V). Alle Muskeln scheinen zu erschlaffen. Krampfartige Erscheinungen wurden in keinem Falle beobachtet. Bei *Cavia cobaya* trat vorübergehend Schüttelfrost auf. In dem Zustande völliger Ohnmacht liegen die Tiere mehrere Stunden, bis durch Stillstand des Herzens der Tod eintritt (Versuch 6a, 10, 12, 18) oder die Vergifteten sich langsam erholen. Im letzteren Falle kehren zunächst die Reflexbewegungen (Pupillarreflex, Brunstreflex usw.) zurück. Während die Tiere dann langsam erwachen (Versuche 17, 19, 20, 20a), steigt auch der Herzschlag und die Lungenatmung setzt wieder ein. Innerhalb 24 Stunden ist in den weitaus meisten Fällen die Krisis überwunden (Versuche 16, 17, 20a).

Vom physiologischen Standpunkt aus ist das Secret seiner Wirkungsweise nach als Nervengift anzusprechen. Dafür sprechen einmal das allgemeine Krankheitsbild und im einzelnen die Versuche an Fröschen (Versuche 15—20). Die Herzkurven (Kurve I—V) lehren im besonderen, daß die Vergiftung sich nicht auf das Centralnervensystem beschränkt. Am Herzen selbst scheinen die cytomotorischen

Centren der autonomen Bewegung zu erkranken. Diese Kurven lehren gleichzeitig, daß das Secret kein Muskelgift ist: der Herzmuskel selbst bleibt gesund (Taf. III—VI). Auffällig ist, daß das Herz stets in Diastole stirbt. Gelegentliche Prüfungen auf hämolytische Eigenschaften des Secrets führten zum mindesten für das Blut des Menschen zu einem negativen Resultat, während beim Frosch die Resultate unsicher waren. Das Blut behielt seine Farbe und Konsistenz (vgl. Versuch 15). Ein ausgesprochenes Blutgift enthält das Secret des *Dytiscus* demnach wahrscheinlich nicht. Dem widerspricht nicht, daß die Blutbahnen die Vergiftung der Tiere vermitteln. Nicht durchgeblutete Körperteile erkranken später als jene, in denen das Blut ungestört circuliert (Versuch 25). Intravasculär vergiftete Tiere erkranken schneller als alle andern (Versuch 26).

Die weiter oben analytisch angebahnte Kenntnis von der chemischen Natur des Giftes konnte durch die physiologischen Experimente in einigen Punkten erweitert werden.

Bei längerem Stehen in wässeriger Lösung sammelt sich das Gift zum größten Teil in dem ausfallenden weißen Niederschlag (Versuch 19 und 20). Exakter gelingt die Isolierung des Giftstoffes durch Ausschütteln mit Schwefeläther. Das Gift ist im Äther unlöslich (Versuch 38). In stark verdünnter wässeriger Lösung tritt Zersetzung des Secrets ein, wobei auch der Giftstoff zerstört zu werden scheint (Versuch 34, 43 und 45 und *Acilius*, Versuch 7). In konzentrierter Lösung ist das Gift länger und in eingetrocknetem Zustande im Vacuumexsiccator über Schwefelsäure unbegrenzt lange haltbar (Versuch 19, 20, 20a). Gegen Hitze ist die giftige Substanz beständig. 5—10 Minuten langes Kochen vertreibt oder zerstört wohl die Duftstoffe des Secrets, setzt seine Giftigkeit aber nicht merklich herab (Versuch 5a, 7, 11, 17, 18, 28, 29, 36, 37, 38, 40, 44, 55, 56, 57, 58). Ein fermentativer Charakter des Giftes scheint somit ausgeschlossen zu sein.

Experimente zur Immunisierung der Versuchstiere durch mehrfach wiederholte Vergiftung mit Prothoracalsecret scheiterten. Ein per os behandelter Frosch zeigte sich auch nach der 7. Dosis noch sehr anfällig gegen die Giftsubstanz des *Dytiscus* (Versuch 16). Das Gift ist demnach kein Toxin im eigentlichen Sinn.

Das Prothoracalsecret von Cybister und Acilius.

Im ersten Teil dieser Arbeit ist 1912 (S. 502) bereits darauf hingewiesen, daß außer *Dytiscus* auch zahlreiche andre, wenn nicht alle Dytisciden »milchige« Secrete aus der Vorderbrust absondern. Seither

hatte ich Gelegenheit, das Drüsensecret einiger dieser Käfer etwas näher zu untersuchen und gebe nachstehend das an *Cybister* und *Acilius* gesammelte Beobachtungsmaterial wieder.

Cybister laterimarginalis Deg.

Das in den verhältnismäßig großen, ebenso wie bei *Dytiscus* gelagerten Drüsensäcken zu allen Jahreszeiten und während der ganzen mehrjährigen Lebenszeit reichlich produzierte Secret des *Cybister* gleicht in seinen physikalischen Eigenschaften im wesentlichen dem des Gelbrands und ist von diesem doch wieder durch gewisse, schwer zu präzisierende Eigentümlichkeiten leicht zu unterscheiden. Das frische Secret ist konzentriert weiß, verdünnt blauweiß und stärker blau als bei *Dytiscus*. Im durchfallenden Licht erscheint es gelbbraun. Es duftet intensiv und unangenehm süßlich, entfernt an den Geruch der Stinkmorchel erinnernd. Im Geschmack ist die Flüssigkeit widerlich bittersüß, opiumartig. Bei längerem Stehen trocknet die Substanz zu einer lackartigen, durchsichtigen, schwach gelblichen Masse ein, die sich jederzeit mit Wasser wieder zu einer Flüssigkeit von den ursprünglichen Eigenschaften aufnehmen läßt.

Chemisch konnte das Secret aus Materialmangel nicht untersucht werden, dagegen bot sich Gelegenheit zu einigen pharmakologischen Experimenten.

1. Versuch: Drei längere Zeit in Gefangenschaft gehaltene Weibchen von *Cybister laterimarginalis* Deg. wird das Secret abgezapft und in eine Petrischale mit etwa 50 ccm Wasser geträufelt zu einem 60 mm langen *Gasterosteus pungitius*. Das Gift mischt sich langsam mit dem Wasser. Sobald der Fisch mit dem Atemwasser Secret einzieht, gerät er in lebhafte Aufregung und sucht die Flüssigkeit wieder auszustoßen. Nach 4 Stunden beginnt das Tier zu ermatten. Die anfangs gesteigerte Atmung ist nach 10 Minuten beträchtlich herabgesetzt und setzt nach 20 Minuten ganz aus. Gleichzeitig ruhen alle Schwimmbewegungen: Das Tier ist vollständig gelähmt. In frisches Wasser versetzt, gewinnt der Stichling anfangs einen Teil seiner Bewegungsfähigkeit zurück, erlahmt dann aber vollständig und ist nach 4 Stunden tot.

2. Versuch: In die bei Versuch 1 verwendete wässerige Secretlösung wird auf 7 Minuten ein etwas kleinerer Stichling derselben Art gebracht. Er erkrankt bis zum Bild allgemeiner Lähmung, erholt sich dann aber in frischem Wasser innerhalb 24 Stunden vollständig.

3. Versuch: Die frisch gewonnene wässerige Secretlösung eines

Cybister laterimarginalis ♀ wird einem erwachsenen *Rana temporaria* per os appliziert. Nach 2 Stunden ist der Frosch teilweise gelähmt, hat die Fähigkeit zu springen verloren, erholt sich aber innerhalb 4 Stunden restlos.

4. Versuch: Drei Stück $2^1/_2$jährigen *Cybister laterimarginalis* wird das Prothoracalsecret abgezapft. Die Flüssigkeit trocknet innerhalb einiger Stunden ein, wird dann wieder mit Wasser aufgenommen und einem erwachsenen *Rana temporaria* ♂ per os eingegeben, der vor dem Versuch 120 Atemzüge in der Minute und etwa 60 Herzschläge macht. Der Frosch verrät sofort nach der Beibringung des Giftes lebhaftes Mißbehagen, schluckt krampfhaft und sperrt das Maul auf. Die Lungenatmung ist zeitweilig sistiert. Nach

7 Minuten			ist die Reizbarkeit des Tieres bereits etwas herabgesetzt. Der Frosch springt unsicher.
10 Minuten.	Herzschlag.	30.	Der Brunstreflex bleibt aus. Nur bei starker mechanischer Reizung reißt der Frosch die zugefallenen Augen auf und versucht zu springen.
24 Minuten.	»	20.	
33 Minuten.	»	19.	
1 Stunde.	»	10.	Der Frosch reagiert nur noch auf die stärksten mechanischen Reize.
1 Stunde 5 Min.	»	9.	
3 Stunden 35 Min.	»	9.	
8 Stunden 20 Min.	»	13.	
14 Stunden 20 Min.	»	18.	Reizbarkeit noch unverändert.
16 Stunden.	»	20.	Reizbarkeit etwas gesteigert.
17 Stunden.	»	22.	Der Brunstreflex kehrt zurück.
20 Stunden.	»	23.	Die Lungenatmung setzt mit großen Pausen und sehr unregelmäßig wieder ein.
21 Stunden.	»	20.	Etwa 24, ziemlich regelmäßige Atemzüge per Minute. Der Frosch beginnt, auch ungereizt zuweilen eine Extremität zu beugen oder zu strecken.
22 Stunden.	»	24.	
24 Stunden.	»	23.	

28 Stunden.	Herzschlag.	26.	80 regelmäßige Atemzüge. Die bisher geschlossenen Augen sind geöffnet. Der Frosch kann sich selbständig aus der Rücken- in die Bauchlage helfen.
36 Stunden.	»	26.	Atmung 60. Der Frosch beginnt umherzukriechen und zu springen.
39 Stunden.	»	26.	Atmung 120.
41 Stunden.	»	30.	Eine gewisse Mattigkeit und Schläfrigkeit ist immer noch unverkennbar.
46 Stunden.	»	34.	
48 Stunden.	»	36.	
89 Stunden.	Atmung	140.	Der Frosch hat sich völlig erholt.

Acilius sulcatus L.

Das Prothoracalsecret des Furchenschwimmers unterscheidet sich physikalisch nur durch seinen etwas schwächeren Geruch und den reinbitteren Geschmack von dem des Gelbrands. Die Knappheit des Materials verbot eine chemische Untersuchung, dagegen konnten einige biologische Experimente durchgeführt werden.

1. Versuch: 20 frisch gefangenen Käfern wird das Secret abgezapft und mit 10—15 ccm Wasser gemischt. In diese Lösung wird eine 45 mm lange Karausche gebracht. Das Secret scheint sofort auf die Schleimhäute des Mundes zu wirken, denn der Fisch stößt die in das Maul gelangenden Secretwolken hastig von sich und gerät in große Unruhe. Der Atem wird hastig, unregelmäßig und stoßweise. Schon nach 5 Minuten beginnt der Fisch zu ermatten, nach 10 Minuten taumelt das Tier und kann sich nicht mehr im Gleichgewicht halten. Nach 20 Minuten bleibt der Fisch auf der Seite liegen und stellt die Schwimmbewegungen ganz ein. Die stoßweisen, allmählich seltener werdenden Atemzüge erschüttern den ganzen Körper. Nach 35 Minuten reagiert der Fisch selbst auf starke Reize nur noch sehr matt. Die Atembewegungen dokumentieren sich nur noch durch ein leichtes Zucken der Lippen. Die Kiemendeckel stehen weit abgeklappt. Nach 45 Minuten steht der Atem ganz. Der Fisch wird jetzt in frisches Wasser gebracht, erholt sich aber nicht wieder.

2. Versuch: In dieselbe Versuchsflüssigkeit wird nach der ersten eine zweite, etwas größere Karausche gebracht. Nach 45 Minuten ist auch diese schwer erkrankt, liegt auf der Seite, atmet aber noch

und reagiert auf stärkere Reize hin durch Schwanzschläge. In frisches Wasser gebracht stirbt das Tier.

3. Versuch: Anschließend an den 2. Versuch wird in dieselbe Giftlösung auf 15 Minuten eine dritte, 40 mm lange Karausche gebracht. Als das Tier in frisches Wasser überführt wird, liegt es schwer atmend auf der Seite, erholt sich aber nach einiger Zeit vollständig.

4. Versuch: Eine vierte, 45 mm lange Karausche bleibt 45 Minuten in der Versuchsflüssigkeit, ist dann schwer erkrankt, liegt auf der Seite und atmet mühsam, erholt sich aber, in frisches Wasser zurückversetzt, innerhalb einiger Stunden restlos.

5. Versuch: Nach dem 4. Versuch wird eine nur 40 mm lange Karausche in die Lösung gebracht. Diese verliert erst nach $1^3/_4$ Stunden das Gleichgewicht, kann aber noch auf der Seite liegend schwimmen. In frischem Wasser gesundet der Fisch innerhalb 12 Stunden.

6. Versuch: In die bereits zu fünf Versuchen benutzte Secretlösung wird auf $1^3/_4$ Stunden eine 25 mm lange Karausche gebracht. Das Tier ist dann sehr matt, erholt sich aber innerhalb 12 Stunden.

7. Versuch: 18 Stunden nach dem ersten Versuch wird in die offen verwahrte Versuchsflüssigkeit eine neue 30 mm lange Karausche gebracht. Nach 1 Stunde ist der Fisch sichtlich ermattet, aber noch imstande, das Gleichgewicht zu halten und normale Schwimmbewegungen auszuführen. Er stirbt in der Lösung erst nach mehreren Stunden. Das Gift hat sich offenbar bereits teilweise zersetzt.

8. Versuch: Das von sechs Käfern erhaltene Secret wird in einer wenige Kubikzentimeter Wasser fassenden Petrischale zu einem 35 mm langen *Gasterosteus* gebracht. Der Fisch ermattet bald und ist nach 3 Stunden tot.

9. Versuch: Am 21. Dezember 1910 werden einem mittelgroßen *Rana temporaria* ♂ per os nacheinander ein lebendes *Acilius sulcatus* ♀ und ein *A. fasciatus* ♀ eingegeben. Beide Käfer entleeren reichlich Prothoracalsecret und werden von dem Frosch alsbald wieder ausgebrochen. Der Frosch ermattet später etwas, erkrankt aber im übrigen nicht weiter.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das Prothoracalsecret von *Cybister* und *Acilius* sich pharmakologisch von dem Gift des *Dytiscus* nicht wesentlich unterscheidet. Es vergiftet und tötet Amphibien und Fische unter ähnlichen Erscheinungen wie das Secret des Gelbrands.

Vergleich des *Dytiscus*-Giftes mit anderen tierischen Giften.

Beim Vergleich des *Dytiscus*-Giftes mit andern tierischen Giften fielen mir in pharmakologischer Hinsicht Beziehungen zum Schlangen- und Eidechsengift auf. Ohne daraus auf eine chemische Verwandtschaft der Giftstoffe Schlüsse ziehen zu wollen, seien die chemisch-physiologischen Analogien hier kurz besprochen.

Das Schlangengift ist eine visköse Substanz von specifischem Gewicht 1,03, die sich in Wasser zu einer opalisierenden Flüssigkeit löst und beim Stehen einen mehr oder minder voluminösen Niederschlag fallen läßt. (Faust, Tierische Gifte. Aus: Abderhaldens Handbuch.) Die wässerige Lösung zersetzt sich beim Stehen langsam und wird ungiftig. Beim Eintrocknen im Vacuumexsiccator über Schwefelsäure hinterbleibt ein Rückstand, der, ohne an Wirksamkeit einzubüßen, unbegrenzt lange haltbar ist. Dieser Trockenrückstand ist lichtgelb, eine kristallinische Natur vortäuschend. Gegen Hitze sind die meisten Schlangengifte ziemlich beständig. So wird das Gift der Colubriden durch kurzes Kochen bei 100° nicht vernichtet. — Die Kenntnis von der chemischen Natur der giftigen Substanzen ist noch sehr lückenhaft. Durch Sättigung mit Ammoniumsulphat und Magnesiumsulphat werden sie aus ihren Lösungen abgeschieden. Das Gift selbst scheint eiweißfrei zu sein. Seine Wirkung ist sicherlich nicht fermentartig. Es wirkt lähmend auf das Nervensystem und ist intravenös appliziert viel gefährlicher als subcutan. 0,05 mg lähmen einen Frosch innerhalb 10 Minuten. Der Tod erfolgt erst nach 12—16 Stunden. Das Herz schlägt noch kräftig, wenn die vollständige Lähmung des Tieres bereits eingetreten ist. Der Tod wird bedingt durch die allgemeine Lähmung des Centralnervensystems, die mit einer curarinartigen Lähmung der motorischen Endapparate einhergeht. Die Vergiftungserscheinungen gleichen denjenigen einer fortschreitenden Parese und schließlicher allgemeiner Paralyse.

Die Wirkung des Eidechsengiftes (*Heloderma*) besteht in einer sich schnell entwickelnden, wahrscheinlich centralen Lähmung, die anfänglich den Charakter einer Narkose zeigt. Die Ursache der Lähmung ist nicht eine Folge daniederliegender Circulation: beim Frosch beobachtet man totale Lähmung, während das Herz noch schlägt. Zur Lähmung des Centralnervensystems gesellt sich später Lähmung der motorischen Nervenendigungen, also eine curarinartige Wirkung.

Die biologische Bedeutung des Prothoracalsecretes.

Die älteren Autoren waren durchweg der Meinung, daß das »milchige Secret« dem Gelbrand zur Verteidigung dient, ohne daß ihnen die Giftigkeit des Stoffes bekannt gewesen wäre. FRISCH drückt schon 1721 (S. 33ff.) eine dahingehende Vermutung aus, und gleichsinnige Äußerungen finden sich bei SCHIÖDTE (1841, S. 412), HARTING (1870, S. 84), LEYDIG (1876, S. 325 Anm. 1), ZACHARIAS (1891, Bd. II, S. 60 Anm.) und in neuerer Zeit bei EVERTS (1903, Suppl. S. 106), REUSS (1906, S. 264), HAUPT (1907, S. 35), KUHNT (1908, S. 141—142) und SCHMEIL (1910, S. 372). Auffallenderweise glauben gerade diejenigen Autoren, welche sich etwas näher mit dem Studium des Secrets befaßt haben, seine Bedeutung als Verteidigungsmittel leugnen und nach andern Erklärungen suchen zu müssen. PLATEAU (1876) schließt auf Grund physikalisch-chemischer Studien: »ce ne peut être non plus un moyen de défense, car il n'est ni acide, ni fortement odorant; et, de plus la quantité sécrétée est trop peu abondante pour remplir un but de cette nature«. Ebensowenig kommt nach demselben Autor das Secret für den Angriff in Betracht. »Il est . . . impossible d'admettre que le liquide sécrété par les Dytiscides soit un poison pour les autres insectes . . . le liquide laiteux des Dytiscides n'est point vénéneux, il ne peut donc être utile pour la capture de la proie.« Zu positiven Feststellungen über die biologischen Aufgaben des Secrets gelangt PLATEAU nicht. »Il n'appartient probablement pas à cet ordre d'émanations qui déterminent la rencontre des sexes, puisqu'il ne luit pas dans l'obscurité, n'a pas d'odeur prononcée et est insoluble dans l'eau.« TÖRNE (1910, S. 439) schließt sich PLATEAU insofern an, als er ebenfalls die Bedeutung des Secrets als Verteidigungsmittel weit zurückweist. Er vermutet: »Das in winzigen Tropfen austretende Secret mag normalerweise eine Art Firnis abgeben, die die Cuticula überzieht und sie unbenetzbar macht«. Ähnlicher Auffassung scheint, zum mindesten für *Acilius*, WESENBERG-LUND (1912, S. 84) zu sein, wenn ich die nachstehende Auslassung richtig deute. »Hält man *Acilius* einige Tage im Trockenen und legt ihn dann vorsichtig auf die Oberfläche des Wassers, sieht man die bekannte milchige Flüssigkeit aus dem Prothorax treten. Sie fließt aus und folgt besonders den haarbekleideten Furchen, die nun, wenn das Tier untergetaucht ist, silberglänzend schimmern. Gleichzeitig wird die ganze Oberfläche des Wassers rings um das Tier ölartig irrisierend.«

Die eigenen Untersuchungen zwingen mich zur Ablehnung

des Törne-Wesenbeerg-Lundschen Erklärungsversuches. Wie bereits Plateau (l. c.) festgestellt hat, mischt sich das Secret leicht mit Wasser und ist daher als Einfettungsmittel ganz ungeeignet. Ebensowenig kommt es — darin stimme ich Plateau bei — als Duftstoff, als sexuelles Reizmittel oder als Angriffswaffe in Betracht. Seine physikalischen, chemischen und pharmakologischen Eigenschaften führen vielmehr mit zwingender Notwendigkeit zu der Auffassung der älteren Autoren zurück, die in dem Secret ein **Verteidigungsmittel** des Käfers sehen. Insbesondere die starke Giftigkeit des Secrets scheint mir kaum eine andre Deutung zuzulassen. Dazu kommt, daß das Gift sich bei beiden Geschlechtern findet, daß die Drüsen zu allen Jahreszeiten gefüllt sind und daß die Käfer während ihrer ganzen Lebensdauer Secret abscheiden. Meine frisch geschlüpften, kaum ausgefärbten Käfer lieferten ebensoviel Giftflüssigkeit wie die zweijährigen Individuen. Erst wenn im hohen Alter ein allgemeiner Marasmus die Tiere ergreift, erlischt die secretorische Tätigkeit der Prothoracaldrüsen. Ein aus dem Ei gezogener *Dytiscus marginalis* ♂ lebte 2 Jahre und 5 Monate und besaß bis zu einem Vierteljahr vor seinem Tode prall gefüllte Drüsensäcke. Ein etwa gleichaltriges Weibchen, das schlecht genährt wurde, produzierte indessen kein Secret mehr. Gebrauch machen die Käfer von ihrem Gift ausschließlich in Fällen von Gefahr. Auch dieser Umstand spricht für unsere Auffassung von seiner Funktion. Das Secret wird nicht, wie Törne (l. c.) glaubt, »auch dann entleert, wenn der Käfer ungestört im Wasser ist«, sondern nur, wenn das Tier angegriffen, z. B. von der Hand des Menschen gefaßt wird. Der Schnabelhieb eines Huhnes oder einer Ente zeitigt den gleichen Effekt. Offenbar sucht der Käfer durch das Gift seinen Feind zu schrecken und zu verscheuchen. Frisch (1721 l. c.) vermutet bereits, daß *Dytiscus* »mit diesem garstigen Tropfen einen Hecht oder ein andres Tier innen quälen könnte, das ihn verschluckt und es dadurch zwingen, ihn wieder auszuspeyen«. Für Frösche konnte ich diese Auffassung mit *Acilius* bestätigen. Eingeführte Käfer wurden wieder ausgebrochen (*Acilius*, Versuch 9). Trotzdem erkrankte der Frosch nachträglich unter der Einwirkung des von den Käfern im Oesophagus entleerten Secrets. Dauernd geschädigt werden die Angreifer wohl selten, in den weitaus meisten Fällen aber verscheucht. Herr Prof. Degeener war so liebenswürdig, mir brieflich mitzuteilen, daß er im Magen großer Frösche *Dytiscus*-Reste gefunden hat. So leicht ist nun ein Frosch nicht imstande, einen *Dytiscus* zu bewältigen. Der Bissen ist zu groß und der Käfer zu flink. Jahrelang habe ich Käfer und Frösche nebeneinander im

Aquarium gehalten, ohne dadurch einen einzigen Gelbrand zu verlieren. Wenn es wirklich einem großen Wasserfrosch gelingt, einen Gelbrand zu verschlingen, so muß es sich schon um ein geschwächtes Individuum handeln, das bei einem früheren Überfall seine flüssige Waffe bereits verbraucht hat. Daß mehrmals nacheinander angegriffene Käfer in der Tat ihren Feinden zum Opfer fallen können, habe ich selbst beobachtet, zwar nicht an Fröschen, aber an unsern Wasservögeln. Am 24. Dezember 1910 setzte ich einer erwachsenen Hausente (*Anas domestica* L.) in einer Schale mit Wasser ein frisch gefangenes Weibchen von *Dytiscus marginalis* L. vor. Die Ente haschte nach dem Käfer sofort mit dem Schnabel und packte ihn glücklich nach einigen Fehlgriffen. Sie suchte ihn zu verschlingen, spie ihn aber bald wieder aus. Der unverletzt gebliebene *Dytiscus* hatte viel Secret abgegeben und wurde von der Ente vom Boden nicht wieder aufgenommen. Der Versuch wurde mit einem zweiten Gelbrandweibchen wiederholt, dem aber vor dem Experiment das Prothoracalsecret abgezapft war. Die Ente griff auch nach diesem Tier und würgte es nach mehreren vergeblichen Versuchen glücklich hinab. Dasselbe spielte sich mit zwei weiteren Käfern ab, die auch wiederholt ergriffen und wieder freigelassen wurden, bis sie ihr ganzes Secret verbraucht hatten, um dann verschlungen zu werden. Ein Haushuhn (*Gallus domesticus*) sah ich einen *Dytiscus dimidiatus* Bergstr. erst zerhacken und dann ohne Beschwerden verspeisen. In der Freiheit dürfte *Dytiscus* indessen wenig Gefahr zu derlei Abenteuern laufen. Das Haushuhn gehört nicht zu seinen natürlichen Feinden, und Enten und Frösche dürften im Schlamm des Tümpels einen einmal wieder freigegebenen *Dytiscus* lange suchen müssen, ehe sie ihm erneut begegnen. Fische dürften nach der ersten Bekanntschaft mit dem für sie besonders giftigen Secret von weiteren Jagden auf *Dytiscus* absehen. Daraufhin beobachtete Hechte nahmen den Käfer gar nicht erst an. Weitere Süßwasserbewohner, die dem Gelbrand gefährlich werden könnten, sind mir nicht bekannt.

Der Kuriosität halber sei hier mitgeteilt, daß das Prothoracalsecret die Dytisciden nach dem Gesagten zwar vor der Gier ihrer tierischen Feinde, aber nicht immer vor dem Appetit des Menschen zu schützen weiß. Bei einigen Naturvölkern scheinen größere Dytisciden als Delikatesse zu gelten. Die Nordländer halten *Dytiscus* allerdings für einen gefährlichen Bissen, bei Fabricius (1780, S. 190) lesen wir über *Dytiscus marginalis*: »A Grönlandis noxius pronunciatur: illo enim cum aqua ab homine inhausto, dicunt ventrem inflari et mortem praesagire, dum intestina omnia corrumpat morsu suo« und bei Olafsen

(1792, S. 319) heißt es schon früher: »*Dytiscus* . . . wird überhaupt für ein schädliches Insekt, ja für tötend gehalten, wenn man es in sich schluckt und nicht wieder durch Erbrechen aufbringen kann.« Die Eingeborenen am oberen Bramaputra in Indien scheinen andrer Ansicht zu sein. Rye (1878, S. 232) teilt mit, daß die in ungeheuren Massen »in the dry shingle bed of Upper Bramaputra« gefundenen Wasserkäfer von den Anwohnern gekocht und als Delikatesse verspeist werden. Die sonderbaren Feinschmecker lieben den durch das Prothoracalsecret den Käfern mitgeteilten Geschmack und nehmen schließlich »to their intense satisfaction« selbst den Duft der Tiere an.

Daß Insekten durch Secrete sich ihrer Feinde zu erwehren suchen, steht ja keineswegs vereinzelt da und ist auch unter den Käfern gar nicht so selten. Fast immer sind die ausgeschiedenen Substanzen stark riechend oder auffallend gefärbt. Es sei erinnert an den Buttersäuregeruch einiger Carabiden, an den Duft der Moschusböcke, an den Bisamgeruch von *Geotrupes vernalis* L., den Opiumduft der Coccinelliden und einiger *Hister*-Arten (nach Weber, 1899, S. 42, *Hister sinuatus* und *terricola*), an den Gestank von *Lacon murinus* L., an den Duftstoff von *Ocypus olens*, an die Jodabscheidung bei Paussiden und an die Gasbomben der Brachininen. Zu dem so geschützten Formenkreis gesellen sich die im eigentlichen Sinne giftigen Käfer. Lokalisiert ist der Giftstoff zumeist im Blut. Hierher gehören: *Lytta vesicatoria* L., *C. vittata, Zonabris Cichorii, Mylabris pustulata, Epicauta adspersa, Meloe majalis* L., *Melolontha vulgaris* Fab., die alle Cantharidin produzieren, und *Diamphidia locusta*, deren Larve das ungemein gefährliche Pfeilgift der Kalachari liefert.

Zusammenfassend und abschließend kommen wir zu folgendem Resultat:

Dytiscus gehört zu den passiv giftigen Tieren. Das Gift des Käfers ist in den prothoracalen Komplexdrüsen lokalisiert und wird bei Gefahr nach außen entleert. Die Angreifer werden nur ausnahmsweise dauernd geschädigt, aber in den weitaus meisten Fällen verscheucht. Der sezernierende Apparat ist funktionell als Schreckdrüse zu bezeichnen.

Neustadt i. Meckl., 21. Februar 1916.

Literaturverzeichnis.

C. Ackermann, Die Käfer. Zum Gebrauche beim Unterricht und zum Selbstbestimmen. Hersfeld 1871.

H. Blunck, Zur Kenntnis der Natur und Herkunft des »milchigen Secrets« am Prothorax des Dytiscus marginalis L. In: Zool. Anz. Bd. XXXVII. S. 112—113. Leipzig 1911.

— Die Schreckdrüsen des Dytiscus und ihr Secret. 1. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. C. Heft 3. S. 493—508. Leipzig 1912.

— Das Leben des Gelbrands (Dytiscus L.) (ohne die Metamorphose). Vorläufige Zusammenstellung. In: Zool. Anz. Bd. XLVI. S. 271—296. Leipzig 1916.

H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Berlin 1832.

A. Casper, Die Körperdecke und die Drüsen von Dytiscus marginalis L. Ein Beitrag zum feineren Bau des Insektenkörpers. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. Heft 3. S. 387—508. Leipzig 1913.

C. Claus, Über die Seitendrüsen der Larve von Chrysomela populi. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. S. 309—314. Taf. XXV. Leipzig 1861.

J. Everts, Coleoptera Neerlandica. Suppl.: Lichaamsbouw, ontwikkeling en verblijf. 's Gravenhage 1903.

O. Fabricius, Fauna Grönlandica. Hafniae et Lipsiae 1780.

E. S. Faust, Tierische Gifte. In: Die Wissenschaft. 9. Heft. Braunschweig 1906.

W. v. Fricken, Die Käfer des Wassers. In: Natur und Offenbarung. Bd. XVI. S. 470—480 und 498—504. Münster 1870.

— Naturgeschichte der in Deutschland einheimischen Käfer. 4. Aufl. Werl 1885.

J. Frisch, Beschreibung von allerley Insekten in Teutsch-Land. II. Teil. Berlin 1721.

P. Harting, Leerboek van de grondbeginselen der Dierkunde. 3. Deel. 1. Afd. Tiel 1870.

H. Haupt, Zur Biologie des Gelbrandes (Dytiscus). In: Wochenschrift f. Aquarien- und Terrarienkunde. 4. Jahrg. S. 430—431 und 441—443. Braunschweig 1907.

G. Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Inauguraldissertation. Marburg 1910. Auch: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. Heft 3. S. 419—476. Leipzig 1910.

W. Kirby und W. Spence, An Introduction to Entomology. Bd. 4. London 1828.

G. Kittel, Systematische Übersicht der Käfer, welche in Baiern und der nächsten Umgebung vorkommen. In: Correspondenzblatt zool.-mineral. Ver. Regensburg. 28. Jahrg. 1874. Nr. 11—12. S. 162—179. Regensburg 1873.

P. Kuhnt, Die Wasserkäfer. In: Entomologisches Jahrbuch. XVII. Jahrg. 1908. Leipzig 1908.

M. Th. Lacordaire, Introduction à l'Entomologie. T. II. Paris 1838.

F. Leydig, Die Hautdecke und die Schale der Gastropoden, nebst einer Übersicht über die einheimischen Limacinen. In: Archiv f. Naturgesch. 42. Jahrg. Bd. I. 1876.

E. Leydig, Zu den Begattungszeichen der Insekten. In: Arbeiten zool.-zootom. Institut Würzburg. Bd. X. S. 37—55. Wiesbaden 1895.

E. Olafsen (Olavius) und B. Povelsew, Reise durch Island. Aus dem Dänischen übersetzt. 1. Teil. Kopenhagen und Leipzig 1774.

J. Oudemans, De Nederlandsche Insecten. 's Gravenhage 1900.

F. Plateau, Note sur une sécrétion propre aux Coleoptères Dytiscides. In: Ann. Soc. Entomol. Belgique. T. XIX. p. 1—10. Bruxelles 1876.

H. Reuss, Die Fischfeinde aus der niederen Tierwelt. In: Allgem. Fischereizeitung. 31. Jahrg. Nr. 12. S. 261—267. Neudamm 1906.

E. C. Rye, Secretions of water beetles. Entom. Month. Mag. 14. S. 232. 1878.

Jg. Schiödte, Genera og Species af Danmarks Eleutherata, at tjene som Fauna for denne Orden og som Indledning til dens Anatomie og Historie. 1. Bind. Kjöbenhavn 1841.

O. Schmeil, Lehrbuch der Zoologie. 25. Aufl. Leipzig 1910.

O. Törne, Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. XXIX. Heft 3. S. 415—448. Jena 1910.

Weber, Über riechende Absonderungen bei Käfern. In: Illustrierte Zeitschr. f. Entomologie. Bd. IV. S. 42. Neudamm 1899.

C. Wesenberg-Lund, Biologische Studien über Dytisciden. In: Intern. Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrogeographie. Leipzig 1912.

O. Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Bd. II. Leipzig 1891.

Erklärung der Kurven.

Tafel III.

Kurve I. (S. 229.) Die Kurve ist aufgezeichnet vom überlebenden Herzen eines *Rana temporaria* ♀. Das Herz arbeitet zunächst 6 Min. in reiner Lockescher Lösung (Lockes), dann (Gift) in 5 ccm Lockescher Lösung, die mit dem von vier Stück *Dytiscus marginalis* gewonnenen Secret versetzt ist. Diese und alle folgenden Kurven sind von unten links nach oben rechts zu lesen.

Kurve II. (S. 230.) Die Kurve ist aufgezeichnet vom überlebenden Herzen eines geschlechtsreifen *Rana temporaria* ♀. Das Herz arbeitet anfangs in Lockescher Lösung (Lockes), dann (Gift) in der mit dem 1. Tage zuvor von 14 Stück *Dytiscus marinalis* var. *semistriatus* ♀ gewonnenen Secret versetzten Lösung. Das Secret wurde vor dem Versuch auf etwa 100° erhitzt.

Tafel IV.

Kurve III. (S. 230.) Die Kurve ist aufgezeichnet von dem überlebenden Herzen eines ungarischen *Rana esculenta* ♀. Das Herz pulsiert anfangs in reiner Lockescher Lösung (Lockes), dann (Gift) in derselben Giftlösung wie das Herz in Kurve II. Das nach 53 Min. stehende Herz wird mit Lockescher Lösung (Lockes) und durch Sauerstoffzufuhr wieder entgiftet (Luft) und mit Kampher (K) sowie mechanisch (1. E. u. 2. R.) gereizt.

Tafel V.

Kurve IV. (S. 231.) Aufgezeichnet von einem geschlechtsreifen *Rana temporaria* ♀. Das Herz pulsiert anfangs (Lockes) in reiner, dann (Gift) in vergifteter Lockescher Lösung. Es kommt nach 35 Min. zum Stillstand und wird dann durch Entgiftung (Lockes, Luft) und Reizmittel (Kampher, 1.—5. mechanische Reizung) erneut in Tätigkeit gesetzt, bis es nach 64 Min. stirbt. Mit derselben Giftlösung ist vor diesem bereits ein andres Herz vergiftet worden.

Tafel VI.

Kurve V. (S. 231.) Die Kurve ist aufgezeichnet vom überlebenden Herzen eines *Rana temporaria* ♀. Das Herz pulsiert zunächst 5 Min. in 5 ccm reiner Lockescher Lösung (Lockes), dann (Gift) in derselben Lösung nach Zusatz des 48 Stunden zuvor gewonnenen Secrets von 4 Stück *Dytiscus marginalis*. 6 Min. nach Beginn der Vergiftung steht das Herz, erholt sich aber in Lockescher Lösung wieder, wird erneut vergiftet und so fort, bis es nach fünfmaliger Vergiftung 105 Min. nach der ersten Vergiftung stirbt.

Neue Anpassungstypen bei Dorylinengästen Afrikas (Col., Staphylinidae).

[218. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.]

Von

E. Wasmann, S. J.
(Valkenburg, L. Holland.)

Mit Tafeln VII—X.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Die Gäste der afrikanischen Wanderameisen aus den Gattungen *Dorylus* F. und *Aenictus* Shuck., namentlich aber jene der oberirdisch wandernden Treiberameisen (*Dorylus* subgen. *Anomma* Shuck.) stehen sowohl hinsichtlich ihrer Zahl als auch in bezug auf den Reichtum und die Mannigfaltigkeit ihrer Anpassungsformen, die insbesondere in der Käferfamilie der Kurzflügler (Staphylinidae) vertreten sind, obenan nicht bloß unter allen afrikanischen Ameisengästen, sondern unter allen Myrmekophilen schlechthin[1]. Den *Anomma*-Gästen zunächst kommen hierin die Gäste der neotropischen Wanderameisengattung *Eciton* Latr. und ihrer Untergattungen *Labidus* Jur. und *Acamatus* Em.

Die paradoxe Erscheinung, daß gerade die räuberischen Wander-

[1] Zur Orientierung über meine Arbeiten über Dorylinengäste s. das Literaturverzeichnis am Schlusse dieser Arbeit. Die Arbeiten andrer Autoren sind an den betreffenden Stellen des Textes zitiert.

ameisen auf ihren Jagdzügen, die unter der ganzen übrigen Kleintierwelt Tod und Verderben verbreiten, eine so große Menge von »Jagdgästen«[1] aus der Insektenklasse zu Begleitern haben, ist nur auf Grund der Entwicklungstheorie verständlich, wie ich schon früher gezeigt habe[2]. Sie ist gleichsam eine Verkörperung des Grundsatzes: »mit den Wölfen muß man heulen«, oder in wissenschaftlicher Sprache ausgedrückt: je größer die Anpassungsnotwendigkeit für andre Insekten gegenüber einem bestimmten Feinde aus ihrer eigenen Klasse ist, desto größer werden auch die Anpassungshäufigkeit und die Anpassungshöhe sein, die Anpassungsfähigkeit natürlich vorausgesetzt. Letztere ist aber namentlich in der Käferfamilie der Kurzflügler eine ganz hervorragende wegen der verhältnismäßig losen Verbindung, die zwischen den einzelnen Körperabschnitten und Körperringen dieser Käfer besteht; da ist gleichsam alles verschiebbar und kann bei der schon präexistierenden Formenmannigfaltigkeit in dieser Familie die mannigfachsten Umbildungen einzelner Körperteile und ihrer Kombinationen unter dem Einfluß der myrmekophilen Anpassung erfahren. Die gleichfalls sehr anpassungsfähige Familie der Phoriden unter den Dipteren, über deren myrmekophile Vertreter mein Kollege P. Hermann Schmitz kürzlich berichtet hat[3], enthält auch eine Reihe merkwürdiger Gäste der Wanderameisen. Eine große Zahl von *Anomma*-Gästen, hauptsächlich aus der Familie der Staphyliniden, liegt mir noch zur Bearbeitung vor. Zum weitaus größten Teile stammen sie vom oberen belgischen Kongo aus den unermüdlichen Forschungen des katholischen Missionars P. Hermann Kohl S. C. J., dem wir bisher die meisten Entdeckungen und biologischen Notizen über die Gäste der Treiberameisen verdanken. Aber auch unter den Funden E. Lujas vom unteren Kongo, Geo Schwabs aus Kamerun und K. Escherichs aus Erythraea sind interessante neue Dorylinengäste

[1] Über die Unterscheidung von Jagdgästen, welche die Raubzüge der Wanderameisen begleiten, und Nestgästen, die für gewöhnlich nur in den temporären Nestern derselben sich finden, s. Nr. **158**.

[2] Nr. **157**, 10. Kap.

[3] H. Schmitz, Die myrmekophilen Phoriden der Wasmannschen Sammlung. Mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten und einem Verzeichnis aller bis Anfang 1914 bekannten myrmekophilen und termitophilen Phoriden (Zool. Jahrb. System. XXXVII, 6. Heft, S. 509—566). Von der neuen Gattung *Aenigmatopoeus* Schmitz ist daselbst (S. 534 ff.) *Aen. orbicularis* beschrieben, bei *Anomma Sjöstedti* in Kamerun durch G. Schwab entdeckt. *Aen. Kohli*, von P. H. Kohl bei *Anomma Kohli* entdeckt, ist von P. Schmitz beschrieben in: Neue Beiträge zur Kenntnis der myrmekophilen und termitophilen Phoriden (Deutsch. Entom. Zeitschr. 1915, Heft V, S. 465—507) S. 487.

vertreten; die Funde Geo Schwabs sind nächst jenen P. Kohls am reichhaltigsten.

Für vorliegende Arbeit wähle ich nur einige neue Anpassungstypen aus der Käferfamilie der Staphyliniden zur Behandlung aus. Für die Descendenztheorie sind diese Beispiele besonders interessant als Beitrag zur Frage: Wie verhalten sich Descendenz und Konvergenz zueinander bei der Entstehung der myrmekophilen Anpassungen[1]?

Da die Ameisen und die Termiten erst seit dem Beginn der Tertiärzeit — im unteren Oligocän — zu einer Großmacht in der Natur als staatenbildende Insekten heranwuchsen[2], können die Anpassungen andrer Insekten an die Myrmekophilie und Termitophilie erst im Tertiär begonnen haben. Daß manche derselben ein relativ hohes Alter besitzen, zeigen uns die Paussiden des baltischen Bernsteins, die sich aus Carabiden wahrscheinlich polyphyletisch entwickelt haben[3]. Wann die dorylophilen Anpassungen in der Familie der Staphyliniden ihren Anfang nahmen, werden wir erst dann einigermaßen beurteilen können, wenn wir über das geologische Alter der Dorylinen bessere Kenntnis erhalten. Einstweilen ist nur eine sehr zweifelhafte Art dieser Unterfamilie als *Anomma rubella* Sav. von Fr. Smith aus dem baltischen Bernstein beschrieben worden[4]. Unter den bisher bekannten tertiären Staphyliniden sind keine myrmekophile oder termitophile Anpassungsformen vertreten, wohl aber manche Gattungen, welche heute Ameisengäste oder Termitengäste unter ihren näheren oder entfernteren Verwandten zählen. Vielleicht war die von Menge beschriebene *Myrmedonia*[5] bereits myrmekophil.

---

[1] Siehe auch die »Vorbemerkungen über Konvergenzerscheinungen« in Nr. **207**, S. 189—193.

[2] Dies gilt auch für den Fall, daß ihr erstes Auftreten bereits älter sein sollte, als man nach den bisherigen Fossilienfunden annimmt. S. mein Referat über N. Holmgrens Termitenstudien IV im Biolog. Centralbl. XXXV. 1915. Nr. 8 und 9, S. 379—385.

[3] Siehe A. Handlirsch, Die fossilen Insekten. 1906—1908. S. 721. — R. Klebs, Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung (Schriften d. physik.-ökon. Ges. Königsberg. LI. 1910. III), S. 241. — T. D. A. Cockerell, Fossil Insects from Florissant Col. (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXX. 1911. p. 71—82), p. 71. — H. F. Wickham, A report of some recent collections of Fossil Coleoptera from the Miocene Shales of Florissant (Bull. Labor. Nat. Hist. Iowa. VI. 1912. Nr. 3), p. 10 separ. u. pl. I, fig. 8—9; siehe auch Nr. **157**, S. 370ff., Nr. **187**, S. 205ff.; Nr. **195**, S. 257ff.; Nr. **203**.

[4] Siehe Handlirsch, S. 881.

[5] Siehe Handlirsch, S. 722.

1. *Myrmechusa Kohli* n. sp., ein neuer Vertreter des Symphilentypus der Anommagäste.

(Tafel VII, Fig. 1—7.)

Nur als Anpassungsform des Symphilentypus der Dorylinengäste ist die Gattung *Myrmechusa* Wasm. neu. Im Jahre 1908[1] beschrieb ich unter diesem Namen eine mit *Lomechusa* im Habitus ähnliche neue Aleocharinengattung, deren einzige Art schon 1879 von Antinori in der abessinischen Provinz Schoa ohne biologische Fundangabe gesammelt worden war. Das einzige Exemplar hatte schon fast 30 Jahre im Museo civico d. stor. nat. von Genua sich befunden unter dem Namen *Myrmedonia mirabilis* Eppelsh. in lit., als Gestro es mir zusandte. Ich beschrieb es daher als *Myrmechusa mirabilis*. Davon, daß dieser Doppelgänger von *Lomechusa* ein Dorylinengast sei und eine neue Form des Symphilentypus (Typus der echten Gäste) von *Anomma* darstelle, hatte ich damals keine Ahnung, obwohl die sehr schlanken Fühler ein wenig an *Sympolemon* erinnern. Am 7. September 1910 früh morgens fing jedoch P. Hermann Kohl ein Exemplar einer neuen Art dieser Gattung in einem Zuge von *Anomma Wilverthi* Em. bei St. Gabriel (Stanleyville, oberer Kongo). Dadurch ist unsre Kenntnis der afrikanischen Dorylinengäste und namentlich des Symphilentypus der dorylophilen Staphyliniden um einen wertvollen Beitrag bereichert worden. Ich benenne daher die neue Art zu Ehren ihres Entdeckers *Myrmechusa Kohli*.

Zuerst lasse ich die Beschreibung der Art folgen, dann einige Anhaltspunkte zur Ableitung der Gattung *Myrmechusa* und zu ihrer Stellung zu andern *Anomma*-Gästen des Symphilentypus.

Myrmechusa Kohli Wasm. n. sp.

(Taf. VII, Fig. 1, 2, 4—7.)

Lata, nitida, abdomine subopaco, testacea, capite nigro, thoracis medio piceo, antennis pedibusque piceis. Subtiliter indistincte punctata, in thorace et elytris parcius, in abdomine densius. Elytris et abdomine breviter flavopilosis; antennarum basi, pedibus et margine totius corporis longissime nigrosetosis.

Körperlänge (bei flach ausgestrecktem, aber nur wenig eingezogenem Hinterleib) 6,7 mm. Halsschildbreite 2,9 mm; Hinterleibsbreite 3,2 mm; Fühlerlänge 4,3 mm; Länge des 3. Gliedes der Kiefertaster 0,792 mm (mit Ocularmikrometer gemessen); Länge der Randborsten des Halsschildes (Taf. VII, Fig. 1 *a*) 0,738 mm (die übrigen Randborsten

[1] Nr. **165**; siehe auch Nr. **164**, S. 178—179 und Taf. V, Fig. 2.

des Körpers, die Borsten der Beine und der drei ersten Fühlerglieder haben ungefähr dieselbe Länge). Das 3. Fühlerglied ist dreimal so lang wie das 2. — Fundortsangabe siehe oben.

Die Photographie Taf. VII, Fig. 1 gibt einen guten Begriff von der Körpergestalt und Beborstung dieser Art. Zur Unterscheidung von *M. mirabilis* dienen die Fig. 2 und 3, Taf. VII, welche die Typen der beiden Arten in der nämlichen Vergrößerung darstellen:

Myrmechusa mirabilis (Taf. VII, Fig. 3): Schmaler und schlanker, Halsschild deutlich schmaler als die Flügeldecken und um ein Viertel kürzer als diese. Färbung dunkler, dunkel pechbraun, Halsschildseiten breit gelbrot, Flügeldecken und Hinterleibsseiten kastanienbraun.

Myrmechusa Kohli (Taf. VII, Fig. 2): Breiter und gedrungener, Halsschild deutlich breiter als die Flügeldecken und nicht kürzer, sondern ebenso lang wie diese. Färbung heller, gelbbraun mit schwarzem Kopf, das Halsschild in der Mitte pechbraun angedunkelt[1].

Da *M. Kohli* bei *Anomma Wilverthi* am Kongo lebt, ist der Wirt von *M. mirabilis* zweifellos ebenfalls ein *Anomma*, und zwar sehr wahrscheinlich die in Ostafrika häufige Treiberameise »Siafu«, *Anomma Burmeisteri molesta* Gerst.

Am Seitenrand des Halsschildes von *Myrmechusa Kohli* stehen jederseits zehn der nach außen gerichteten langen schwarzen Randborsten (Taf. VII, Fig. 1 *a*); jederseits von der gewölbten Scheibe steht außerdem noch eine.

Zur Gattungsbeschreibung von *Myrmechusa* (Nr. **165**, 1908) seien hier noch einige Ergänzungen gegeben auf Grund der Untersuchungen an *M. Kohli.* Die äußerst schlanken, weit vorragenden Kiefertaster sind schon in der Ganzansicht des Tieres Taf. VII, Fig. 1 sichtbar. Später wurden von der bereits getrockneten (montierten) Type die unteren Mundteile abpräpariert, in Alaunkarmin-Eosin gefärbt und photographiert. Das mikroskopische Präparat der Unterkiefer (Taf. VII, Fig. 5) zeigt, daß die äußere Lade fast linienförmig schmal und in der oberen Hälfte ziemlich dünn bewimpert ist; die innere Lade ist nur wenig kürzer und breiter, mit namentlich gegen die Spitze hin sehr dicht bewimpertem, aber nicht bedorntem Innenrande. An

[1] Wahrscheinlich gehört zur Gattung *Myrmechusa* auch *Myrmedonia Brunni* Eichelb. vom Kilimandjaro (Wissensch. Ergebnisse der schwedischen zool. Expedition nach dem Kilimandjaro usw., 7. Coleoptera, 8. Staphylinidae, von Fr. Eichelbaum, Upsala 1908, S. 92). Nach der Beschreibung unterscheidet sie sich von den beiden obigen Arten durch nach hinten verengten Hinterleib und schmalere Gestalt. Nach Sjöstedts Mitteilung über die Maße der Type im Riksmuseum zu Stockholm ist sie 8 mm lang und nur 2,6 mm breit. Wirtsangabe fehlt.

den viergliedrigen Kiefertastern (Taf. VII, Fig. 5 *mp*) fällt die außerordentliche Länge des 3. Gliedes auf, sowie je zwei sehr lange schwarze Borsten oberhalb der Mitte der Außenseite desselben, die von der übrigen gewöhnlichen Beborstung der Taster, die hier gelb ist, scharf sich abheben; vier ebensolche lange Borsten stehen auch auf dem Stipes der Unterkiefer. Die Unterlippe (Taf. VII, Fig. 6 und 7) zeigt neben dem schmalen, konischen, an der Spitze gespaltenen (zweilappigen) Mittelstück der Zunge (*z*) je ein scheibenförmiges, dünnhäutigeres Seitenstück (*s*), das auf dem Präparat (wegen der früheren Eintrocknung) teilweise verbogen und geschrumpft ist. Die Nebenzungen (Paraglossen, *p*) sind kaum kürzer als das Mittelstück der Zunge, nach innen lappig erweitert, an der Spitze und am umgeschlagenen Außenrande (der den scheinbaren Innenrand der eigentlichen Paraglossen bildet) nur sehr kurz und fein bewimpert. Um die auf der Photographie des Präparates (Taf. VII, Fig. 6) durch die Eintrocknung etwas unklar gewordenen Verhältnisse der Teile des Vorderrandes der Unterlippe, namentlich die Seitenlappen der Zunge, deutlicher zu machen, habe ich dieselben durch eine Zeichnung mit der Abbeschen Kamera zu rekonstruieren gesucht (Taf. VII, Fig. 7). Hoffentlich wird es später an frischen Exemplaren möglich sein, vollkommen unversehrte Präparate der Unterlippe zu erhalten. Jedenfalls weist die Bildung der seitlichen Zungenteile und die nach innen erweiterten Nebenzungen auf symphile Ernährungsweise, d. h. auf Fütterung der Käfer aus dem Munde der Ameisen hin, wenn auch nicht in so hohem Grade wie bei *Sympolemon*[1], der ebenfalls zu den echten *Anomma*-Gästen gehört. Die Lippentaster sind zwar viel schlanker als bei *Sympolemon*, aber immerhin kürzer als bei *Myrmedonia* und der unten folgenden neuen Gattung *Trichodonia* (Taf. VII, Fig. 8).

Die außerordentliche Länge der Kiefertaster geht aus den Photographien zur Genüge hervor. Man vergleiche die Kiefertaster (Taf. VII, Fig. 5 *mp*) mit den in derselben Vergrößerung aufgenommenen Lippentastern von *Myrmechusa* (Taf. VII, Fig. 6 *lp*) sowie mit den Verhältnissen bei *Trichodonia* (Taf. VII, Fig. 9) und *Acanthonia* (Taf. VII, Fig. 11). Vielleicht hat bei *Myrmechusa* die Länge der Maxillarpalpen eine Beziehung zur Fütterung durch die Ameisen, indem sie zur Aufforderung zur Fütterung durch Streicheln des Mundes der Wirte dienen, ähnlich wie ich es 1896 für die starke Entwicklung der Kiefertaster bei termitophilen physogastren Aleocharinen annahm (Nr. **51**, S. 421).

---

[1] Vgl. die Unterlippe von *Sympolemon* in Nr. **114** (1900) Taf. XIV, Fig. 18a Siehe ferner unten, Kap. 9.

Die Vorder- und Hinterhüften von *Myrmechusa* berühren einander, die Mittelhüften sind voneinander schwach getrennt. Die Hinterleibsform gleicht zwar in der starken Breitenentwicklung und in den sehr breiten, aufgebogenen Seitenrändern der Gattung *Lomechusa,* ist aber insofern ganz verschieden, als gelbe Haarbüschel an den Seitenzipfeln der Segmente völlig fehlen. Ferner wird der Hinterleib, wie auch P. Kohl mir mündlich mitteilte, nicht aufgerollt getragen wie bei *Lomechusa,* sondern fast gerade ausgestreckt. Die Seitenecken des 6. freien Dorsalsegments sind bei *Myrmechusa* in einen langen, horizontalen Dorn ausgezogen (Taf. VII, Fig. 4*d*). Dadurch erinnert die Hinterleibsbildung an manche männliche Myrmedonien; da jedoch derselbe Dorn bei *M. Kohli* und *mirabilis* sich findet und zwar an der nämlichen Stelle (vgl. Taf. VII, Fig. 1 und 2 mit 3), handelt es sich hier um ein generisches Merkmal (siehe unten). Sehr merkwürdig ist das in dem Präparate etwas eingezogene und schräg verschobene 7. Dorsalsegment bei *M. Kohli.* Dasselbe endet in einen dreilappigen, stark chitinisierten, rauh längsgestreiften Vorsprung (Taf. VII, Fig. 4 *an*); der mittlere Lappen ist etwas länger als die beiden seitlichen, und alle drei Lappen sind mit sehr dicken, aber kurzen, schwarzen Borsten besetzt, ähnlich wie sie am Analsegment vieler *Pygosteninae* (am stärksten bei *Doryloxenus*) sich finden. Die Lappen selber erinnern an die Bildung des letzten Dorsalsegments bei manchen *Tachyporinae* (z. B. *Tachinus*). Bei *Myrmechusa mirabilis* dagegen ist das 7. Dorsalsegment hinten einfach, flach bogenförmig, wie auch aus den drei Abbildungen der Type, nämlich aus der kolorierten Originalzeichnung d'Aprévals 1881 (von mir 1908, Nr. **165**, S. 38 unkoloriert wiedergegeben), aus meiner Originalzeichnung von 1909 (Nr. **164**, Taf. V, Fig. 2) und aus meiner Photographie von 1908 (siehe Taf. VII, Fig. 3) hervorgeht. Wahrscheinlich ist die Type von *Myrmechusa Kohli* ein Männchen, jene von *mirabilis* ein Weibchen, wodurch die verschiedene Bildung des letzten Dorsalsegments nach der Analogie mancher Myrmedonien sich erklären ließe. Dann ist aber der obenerwähnte Dorn an der Seite des Hinterrandes des 6. Tergits sicher nicht als sexuelles, sondern als generisches Merkmal aufzufassen, da er bei der Type beider Arten sich findet.

Die Verwandtschaftsbeziehungen von *Myrmechusa.*

Daß diese Gattung zum Tribus der *Myrmedoniini* gehört, steht außer Zweifel. Aber als eine reelle Übergangsform, als ein phylogenetisches Zwischenglied zwischen *Myrmedonia* und *Lome-*

chusa, wie ich 1908 und 1909[1] zu glauben geneigt war, kann sie nicht gelten. Schon damals äußerte ich Zweifel darüber, ob diese Gattung »direkt stammesverwandt ist mit den *Lomechusini*, oder ob sie bloß eine analoge Anpassungsform darstellt, die auf einer niedrigeren Stufe des echten Gastverhältnisses stehen blieb«. Damals hielt ich ersteres für wahrscheinlicher, heute ist mir letzteres zur Gewißheit geworden. Wäre *Myrmechusa* ein stammesgschichtliches Übergangsglied zwischen *Myrmedonia* und den *Lomechusini*, so müßte man wenigstens eine der drei Gattungen *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa* (einschließlich des Subgenus *Pseudolomechusa* Mann) direkt von *Myrmechusa* ableiten können. Dies ist jedoch ausgeschlossen wegen der vorliegenden Spezialisationskreuzungen. Die Längenentwicklung der Fühler ist bei *Myrmechusa* weiter fortgeschritten als selbst bei *Xenodusa*, von der querelliptischen Halsschildform von *Myrmechusa* läßt sich die quertrapezförmige bis fast halbkreisförmige der *Lomechusini* nicht ableiten, da die vortretenden Hinterecken der letzteren einer ganz andern Entwicklungsrichtung angehören[2]. Die Aushöhlung der Halsschildseiten bei beiden Gruppen ist ein mit dem echten Gastverhältnis zusammenhängender Anpassungscharakter, der auch bei Symphilen aus ganz andern Käferfamilien (bei vielen *Pleuropterus* unter den Paussiden, bei *Lomechon* unter den Silphiden usw.) sich findet. Die Breitenentwicklung des Hinterleibes und der Seitenränder desselben ist bei *Myrmechusa* ebenso wie bei den *Lomechusini* gleichfalls ein Anpassungscharakter an das echte Gastverhältnis; die Entwicklungsrichtung in bezug auf die Trichombildungen ist jedoch bei beiden eine ganz verschiedene, indem gelbe Haarbüschel an den Seitenzipfeln der Abdominalsegmente vollständig fehlen und dafür der ganze Körper seitlich mit sehr langen schwarzen Borsten besetzt ist. Während ferner die eigentümlichen Trichombüschel der *Lomechusini* zu den symphilen Exsudatorganen gehören[3], an denen die Käfer von ihren Wirten beleckt werden, findet sich bei *Myrmechusa* nur in den anliegenden gelben Börstchen der Flügeldecken und des Hinterleibs eine schwache Andeutung von Exsudattrichomen, während die langen schwarzen Borsten, die den ganzen Körper gleichsam umrahmen, wahrscheinlich Tastborsten sind, welche dem Käfer im Verkehr mit seinen wilden

---

[1] Nr. **165**, S. 41 und Nr. **164**, S. 179.

[2] Vgl. hierzu die Photographien in Nr. **184**, pl. XIII, fig. 16 und pl. XIV, fig. 13 und 15; Nr. **205**, Taf. IX, Fig. 5—8.

[3] Als Reizorgane und Verdunstungsorgane des Sekrets. Vgl. Nr. **134**, S. 69ff., **169**ff.

Wirten als aktive und passive Schutzorgane dienen; da diese Borsten sehr leicht abbrechen, wie ich an den Typen beider Arten erfuhr, bleiben sie bei einem gelegentlichen feindlichen Angriffe zwischen den Kiefern der Ameise, während der Käfer unversehrt entkommen kann. Das breit ausgehöhlte Halsschild und die Form des Hinterleibes deuten allerdings auf die Beleckung des Käfers durch seine Wirte einigermaßen hin, ebenso wie die sehr schlanke Fühlerbildung auf einen aktiven Fühlerverkehr und die Form der Mundteile auf eine Fütterung aus dem Munde der Ameisen hindeuten. Aber die Spezialisierung der Mundteile ist eine ganz andre als bei den *Lomechusini*, wo die Taster viel kürzer sind und das Mittelstück der Zunge verbreitert ist auf Kosten der Seitenteile, bei *Myrmechusa* dagegen umgekehrt.

Mit *Myrmedonia* ist *Myrmechusa* wohl sicher stammesverwandt, aber nicht unmittelbar von ihr abzuleiten. Wir müssen unter der großen Mannigfaltigkeit der *Myrmedonia*-Verwandten Zwischenglieder suchen, welche uns wenigstens andeuten, auf welchem Wege der *Myrmechusa*-Typus sich entwickelt hat. Zuerst dachte ich an die Gattung *Adda* Fauv. (Rev. d'Entomol. 1900, p. 74), welche eine kurze, gedrungene Körpergestalt und ein sehr breites Halsschild besitzt[1]. Aber die Fühler und Beine sind bei dieser Gattung sehr kurz, das Halsschild nicht querelliptisch und seitlich nicht ausgehöhlt, auch fehlen die langen Seitenborsten des Körpers. Der Anschluß an *Myrmechusa* muß wohl durch andre Formen vermittelt werden, und zwar wahrscheinlich durch solche *Myrmedoniini*, die als *Anomma*-Gäste in Afrika leben und auf einer tieferen Stufe einer ähnlichen Anpassungsrichtung stehen geblieben sind. Die neuen, im zweiten Kapitel der vorliegenden Arbeit beschriebenen Gattungen *Trichodonia* (Taf. VII, Fig. 8) und *Acanthonia* (Taf. VII, Fig. 10) scheinen mir einer Entwicklungsbahn anzugehören, welche *Myrmechusa* früher in ähnlicher Richtung durchlaufen hat. Ich sehe also diese Gattungen nicht als »Ahnen« von *Myrmechusa* an, sondern nur als Vertreter von Entwicklungsstufen, welche von dem bereits sehr alten, schon im unteren Oligocän des baltischen Bernsteins vorkommenden *Myrmedonia*-Typus ausgehend, im Laufe der Stammesentwicklung durch Anpassung an die dorylophile Lebensweise zu Formen geführt haben, die gleichsam »Vorläufer« von *Myrmechusa* genannt werden können.

Bei *Trichodonia* (Taf. VII, Fig. 8) finden wir zwar einen sehr schlanken Hinterleib, der in starkem Gegensatz zu dem kurzen und

[1] Nahe Verwandte derselben sind auch unter den *Anomma*-Gästen von P. Kohl vertreten.

breiten Abdomen von *Myrmechusa* steht. Aber eine Umbildung der Hinterleibsform infolge biologischer Anpassung ist bei der freien Beweglichkeit der Hinterleibsringe leichter möglich als eine Umbildung andrer Körperteile. Das Halsschild ist ähnlich *Myrmechusa* in der breit querelliptischen Gestalt, aber seitlich nicht ausgehöhlt, sondern nur schwach aufgebogen, gewissermaßen eine beginnende Aushöhlung andeutend. Die Fühler sind viel kürzer als bei *Myrmechusa* und schwach gekniet, aber die außergewöhnliche Länge des Endgliedes deutet gleichsam eine Tendenz zur Verlängerung der Fühler an. Der ganze Körper ist ringsum mit langen schwarzen Borsten besetzt, ähnlich wie *Myrmechusa*. Die Beine sind ebenfalls ähnlich jener Gattung, aber nicht so schlank. Die Form der Unterkiefer und Kiefertaster ist gleichfalls ähnlich, die äußere Unterkieferlade und die Lippentaster jedoch viel schlanker, die Zunge, fast wie bei *Myrmedonia* gebildet (Taf. VII, Fig. 9*z*). Die Umbildung der Unterlippe in symphiler Richtung hat hier noch nicht begonnen. Bei *Acanthonia* (Taf. VII, Fig. 10) finden wir einige weitere Ähnlichkeiten mit *Myrmechusa*. Der Hinterleib ist kürzer und mehr parallel als bei *Trichodonia*, das querelliptische Halsschild seitlich deutlich ausgehöhlt. Die schwarzen Randborsten des ganzen Körpers sind auch hier zahlreich vorhanden, aber im Verhältnis zur Körpergröße des Tieres (11 mm) relativ kürzer und deshalb auf der Photographie (Taf. VII, Fig. 10) wenig sichtbar. Am 5. freien Dorsalsegment steht an den Hinterecken ein kurzer Dorn. Die Fühler scheinen sehr schlank zu sein, was man allerdings nur aus den ersten sechs Gliedern schließen kann, da die vordere Fühlerhälfte bei beiden Exemplaren fehlt (durch die Ameisen verstümmelt?); jedenfalls sind sie stärker verlängert als bei *Trichodonia*. An der Unterlippe (Taf. VII, Fig. 11) ist der mittlere Zungenlappen ähnlich wie bei *Myrmechusa*, die Seitenlappen jedoch nicht entwickelt. Die Lippentaster sind kürzer als bei *Trichodonia*, ähnlich jenen von *Myrmechusa*. Die Verstümmlung der Fühler und zum Teil auch der Tarsen von *Acanthonia* macht den Eindruck, als ob die symphile Weiterentwicklung dieser Gattung durch die unverhältnismäßige Steigerung der Körpergröße, welche die feindliche Aufmerksamkeit der Ameisen zu sehr erregte, auf ein totes Geleise geraten sei. Die Diagnosen von *Trichodonia* und *Acanthonia* und ihrer Arten folgen im zweiten Kapitel.

Ein Vergleich des Symphilentypus von *Myrmechusa* mit den übrigen Symphilentypen unter den dorylophilen Staphyliniden wird im 11. Kapitel der vorliegenden Arbeit gegeben werden. Es sei noch bemerkt, daß die einzige Type von *Myrmechusa Kohli* zwar in einem

Zuge von *Anomma Wilverthi* gefangen wurde; aber es steht nicht fest, ob dieser Zug ein Jagdzug der Treiberameise war oder ein Umzug, auf dem auch die Brut mitgetragen wird von einem temporären Neste zum andern, und auf dem auch die Nestgäste von *Anomma* ihre Wirte begleiten. Die Länge der Fühler und Beine von *Myrmechusa* und die starke Entwicklung der Randborsten des Körpers spricht eher dafür, daß sie zu den Jagdgästen von *Anomma* gehöre. Dagegen hat sie in Größe und Färbung einige Ähnlichkeit mit *Myrmedonia scorpio*[1], die von E. Luja 1906 am unteren Kongo (Kondue, Bez. Kassai) in größerer Anzahl in einem Neste von *Anomma Wilverthi* Em. gefunden wurde.

2. Zwei neue Gattungen der *Myrmedoniini* und ihre Beziehungen zu *Myrmechusa*.

Dieselben vermitteln in mancher Beziehung zwischen *Myrmedonia* und *Myrmechusa* und geben uns einige Anhaltspunkte dafür, wie aus dem indifferenten Typus von *Myrmedonia* der Symphilentypus von *Myrmechusa* sich entwickelt haben kann. (Siehe oben S. 267 ff.)

Trichodonia[2], n. gen. *Aleocharinarum* (Tribus *Myrmedoniini*).

(Taf. VII, Fig. 8 und 9.)

Corporis forma elongata, capite transverso, postice haud angustato, oculis permagnis. Antennae 11-articulatae, subfractae, articulo ultimo perlongo. Prothorax capite multo latior, valde transversus, angulis omnibus rotundatis (transversim ellipticus), in medio convexus,

---

[1] *Myrmedonia scorpio* (Fauv. i. l.) n. sp.

Lata, rufotestacea, subopaca, capite et thoracis disco nigris, abdomine medio paulo infuscato, antennis pedibusque brunneis; dense coriaceopunctata. Caput transversum, grossius dense punctatum, fronte tota in medio longitudinaliter canaliculata. Prothorax capite plus duplo latior, valde convexus, longitudine fere duplo latior, angulis anticis subobtusis, posticis omnino obtusis, lateribus basin versus paulo dilatatis. Elytra thorace paulo angustiora et breviora. Abdomen obconicum, late marginatum. Antennae pedesque breves; tibiae spinulosae. Antennarum artic. 2° et 3° latitudine duplo longioribus, 4° latitudine sesqui longiore, sequentibus sensim brevioribus, 8—10 transversis, 12° brevi, conico. Long. 7,5—9 mm, lat. 2—2,5 mm.

♂. Segmento 2° dorsali libero abdominis in medio in laminam producto, quae in spinam perlongam erectam et recurvam terminat. Abdomen in ♂ supra nitidum, parcius punctatum, in ♀ subopacum, dense punctatum.

Durch das sehr breite, gewölbte Halsschild, den längsgerinnten Kopf und die männlichen Geschlechtsauszeichnungen von andern Arten verschieden. Von Fauvel als *Myrmedonia scorpio* i. lit. bestimmt. Ich behalte den Fauvelschen Artnamen bei, der sich auf den langen gebogenen Dorn des ♂ bezieht.

[2] θρίξ, das Haar, wegen der langen Borsten.

lateribus paulo impressis et elevatis. Scutellum minimum (ut in *Myrmechusa*), triangulare, sub thoracis margine postico occultum. Elytra thorace haud latiora et vix longiora, margine postico recto. Abdomen elongatum, apicem versus sensim attenuatum, marginatum. Totum corpus setis longis nigris circumcinctum. Oris partes: Mandibulae latae, simplices. Labrum in medio emarginatum. Maxillae (Taf. VII, Fig. 9 *m*) perangustae, exterior fere duplo longior interiore; exterior apice dense barbata, interior margine interno ciliato; palpi maxillares 4-articulati, perlongi, art. 4° duplo tantum breviore 3°. Labium (Taf. VII, Fig. 9) ligula oblonga, biloba; paraglossis brevibus, haud prominentibus; palpi labiales validi, 3-articulati, art. 2° longo, apicem versus incrassato. Pedes longi et graciles, tarsi antici 4-, medii et postici 5-articulati, horum art. 1° paulo tantum elongato.

Durch die allgemeine Körperform, die an *Tachinus* erinnert, und die lange schwarze Beborstung hat die Gattung eine oberflächliche Ähnlichkeit mit *Tachinopsis* Fauv. unter den *Quediini*. Von der zu den *Myrmedoniini* gehörigen Gattung *Thlibopleurus* Bernh., die ebenfalls einen *Tachyporus*-ähnlichen Habitus hat, durch den nicht ausgehöhlten Kopf, die sehr schlanken, nicht zusammengedrückten Fühler, die aufgebogenen Halsschildseiten, die schlanken Beine und die lange Beborstung ganz verschieden. Der breite Vorderkörper erinnert ebenso wie das querelliptische Halsschild an *Euryusa* Er., die jedoch viergliedrige Mitteltarsen und eine ungeteilte Zunge hat; ferner ist der Hinterrand der Flügeldecken gerade, nicht ausgeschnitten wie bei *Euryusa*. Vergleichspunkte mit *Myrmechusa* siehe oben (S. 267 ff.).

Trichodonia setigera n. sp.

(Taf. VII, Fig. 8, 9.)

Picea, nitida, capite nigro, elytris nigropiceis, aeneomicantibus, thoracis lateribus rufotestaceis, basi segmentorum primorum abdominalium rufopiceis, antennis pedibusque piceis. Nitida, setis longis nigris circumcincta, praesertim in prothorace, abdomen praeter setas marginales a segmento 2° serie transversali setarum instructum. Caput politum, prothorax et elytra sat dense punctata, abdomen impunctatum[1]. Elytra subtiliter pubescentia. Antennae pedesque haud setosi sed breviter tantum pilosi. Antennae elytrorum medium attingentes, art. 1° longo, apice emarginato, 2°—4um latitudine fere duplo longioribus,

---

[1] Wo die Borstenreihen des Hinterleibs abgebrochen sind, stellt ihre Basis Punktreihen vor.

sequentibus sensim brevioribus, 10° quadrato, 11° perlongo, acuto, 4 praecedentibus unitis aequali. — Long. 4,8—5,6 mm, lat. thoracis 1,2—1,3 mm.

Sechs Exemplare[1] lagen vor, von P. KOHL bei St. Gabriel (b. Stanleyville) in vier verschiedenen Zügen von *Anomma Wilverthi* Em. am 30. Mai 1910 usw. gesammelt. Ferner ein Exemplar aus einem Zuge von *Anomma Burmeisteri rubella* Sav., 2. Februar 1910. — Die langen Seitenborsten sowie die Borsten der Querreihen des Hinterleibs brechen leicht ab; Exemplare, die mit dem Pinsel gereinigt werden, verlieren dieselben großenteils, wenn man nicht sehr sanft verfährt. Die Borstengarnitur, wie sie die Photographie zeigt, ist annähernd vollständig (Taf. VII, Fig. 8). An den Seitenrändern des Halsschildes stehen je vier Borsten, außerdem noch je zwei an den Seiten der Scheibe und je eine am Vorderrande. An den Seiten der Flügeldecken stehen je vier Borsten. Die Querreihen der Dorsalsegmente des Hinterleibes zählen je sechs Borsten[2], die Seitenborsten der Segmentränder sind zu Bündeln von vier bis fünf Borsten vereinigt, die Spitze des Hinterleibs ist etwas kürzer aber dichter beborstet.

Trichodonia laticollis n. sp.

Praecedenti simillima, paulo latior, piceotestacea, capite nigro, elytris piceis haud subaeneis, thoracis marginibus et abdominis dimidio basali testaceis, antennis pedibusque rufis. Antennis paulo longioribus, elytris densius et longius pubescentibus, minus nitidis. — Long. 5,8 mm, lat. 1,4 mm.

Von dieser Art fing P. KOHL drei Exemplare in zwei verschiedenen Zügen von *Anomma Burmeisteri* Shuck. var. *rubella* Sav., St. Gabriel, Juli 1910.

Trichodonia Schwabi n. sp.

Praecedentibus similis, paulo major et praesertim latior, brunneotestacea, capite nigro, elytris nigroaeneis, pubescentibus sed pernitidis, antennis longioribus, art. 10° latitudine sesqui longiore. — Long. 6 mm, lat. 1,5 mm.

Ein Exemplar, mit teilweise defekten Seitenborsten, in einem Zuge von *Anomma Sjöstedti* Em. 8. Mai 1913, Groß-Batanga, Kamerun, von GEO SCHWAB gefangen. Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers.

---

[1] Eines derselben noch völlig unausgefärbt.

[2] Siehe S. 270 Anmerkung 1.

Zur leichteren Unterscheidung der drei sehr ähnlichen Arten diene folgende Übersicht:

1. *Trichodonia setigera.* Vorderkörper etwas schmaler, Färbung dunkelpechbraun, mit erzglänzenden Flügeldecken, schwarzem Kopf, rotgelben Halsschildseiten und rötlicher Basis der ersten drei bis vier freien Dorsalsegmente, die zweite Hälfte des Hinterleibs ganz schwarzbraun oder pechbraun. Vorletztes Fühlerglied quadratisch, nicht länger als breit. Seitenborsten der Flügeldecken je vier; diese stark glänzend wegen der spärlichen Pubescenz.

2. *Trichodonia laticollis.* Vorderkörper etwas breiter, Färbung heller, dunkelgelbbraun, mit schwarzem Kopf und braunen, nicht erzglänzenden Flügeldecken, Halsschild ringsum gelbbraun, Basalhälfte des Hinterleibs ganz gelbbraun, die Ringe der Spitzenhälfte mit gelbbraunem Basalrand. Vorletztes Fühlerglied ein wenig länger als breit. Seitenborsten der Flügeldecken je sechs, diese wegen der dichteren anliegenden Behaarung schwächer glänzend.

3. *Trichodonia Schwabi.* Etwas größer und namentlich in den Flügeldecken breiter als die vorhergehenden, Kopf schwarz, Flügeldecken erzglänzend schwarz, Halsschild und Hinterleib einfarbig dunkelgelbbraun. Anliegende Behaarung der Flügeldecken ziemlich lang, aber nicht dicht, diese daher stark glänzend. Fühler länger, auch das 9. Glied noch doppelt so lang wie breit, das 10. um die Hälfte länger als breit, das 11. daher nur so lang wie die drei (nicht wie die vier) vorhergehenden zusammen. Auch durch die Färbung von Halsschild und Flügeldecken (einfarbig gelbbraun) von den vorigen Arten verschieden.

Acanthonia[1] n. g. *Aleocharinarum* (Tribus *Myrmedoniini*).

(Taf. VII, Fig. 10 und 11.)

Generi *Trichodonia* Wasm. vicina, sed corporis forma magis parallela, plana, *Myrmedoniae* latae et quasi depressae similis. Caput transversum, breve, postice haud angustatum, fronte depressa, oculis permagnis. Antennae vix fractae, graciles. Prothorax capite multo latior, transversim ellipticus, margine antico recto, lateribus late elevatis et excavatis. Scutellum parvum, triangulare. Elytra thorace vix latiora, sed paulo longiora, margine postico recto. Abdomen parallelum, planum, marginatum. Totum corpus setis longis nigris circumcinctum. Pedes longi, femora compressa et curvata, tibiae dense setosae (setis flavis, brevibus), apice bispinosae. Tarsi

---

[1] *ἄκανθα*, der Dorn, wegen der stacheligen Behaarung.

antici 4-, medii et postici 5-articulati, posteriorum art. 1° elongato, tribus sequentibus unitis longiore.

Oris partes: Mandibulae validae, acutae. Labrum latum, apice haud emarginatum. Maxillae (Taf. VII, Fig. 11) longae et angustae, exterior triente longior interiore; exterior apice breviter barbata, interior intus tota flavociliata, ciliis in parte apicali densibus et brevibus, in parte basali rarioribus sed perlongis; palpi maxillares 4-articulati, graciles, art. 3° paulo tantum longiore 2°, 4° brevi, conico. Labium (Taf. VII, Fig. 11) ligula sat lata, apice rotundata et breviter incisa; paraglossae ligula paulo breviores, apice parce flavosetosae, intus dilatatae, sed a ligula distantes (vgl. dagegen die Bildung der Unterlippe von *Myrmechusa* Taf. VII, Fig. 6 und 7 und S. 264); palpi labiales 3-articulati, breves et crassi, art. 3° dimidio breviore 2°.

Von der Gattung *Diplopleurus* Bernhauer[1], welcher sie durch das ausgehöhlte Halsschild ein wenig gleicht, durch das viel breitere Halsschild und die normal gebildeten Epipleuren desselben verschieden. Auch mit *Myrmedonia* (*Zyras*) *lomechusina* Bernh.[2] hat sie eine gewisse Ähnlichkeit, unterscheidet sich jedoch durch die von *Myrmedonia* abweichende Bildung der Zunge und der Nebenzungen, durch das vollkommen querelliptische Halsschild, die stark entwickelten Randborsten des ganzen Körpers und die verschiedene Bildung der letzten Hinterleibstergite.

Diese Gattung steht wahrscheinlich der vorigen nahe, ist aber durch die parallele, flache Körperform, das beiderseits breit ausgehöhlte Halsschild, die Bildung der Mundteile (der Oberlippe, Unterkiefer und Unterlippe mit ihren Tastern), sowie durch die Form der Schenkel, durch die zwei Enddornen der Tibien und die dichte kurze Beborstung derselben ganz verschieden. Ganz eigentümlich ist die lange gelbe Bewimperung des Basalteils der inneren Maxillenlade. Die beiden Tibialdornen stehen an der Spitze der Schienen, ähnlich wie bei *Dorylomimus* und *Dorylocratus* Wasm. (siehe unten im 4. und 5. Kapitel dieser Arbeit), nicht einer derselben oberhalb der Spitze wie bei *Macracanthacneme* Eichelb. Die langen schwarzen Borsten, welche ähnlich wie bei *Trichodonia* den ganzen Körper umgeben, treten auf der Photographie (Taf. VII, Fig. 10), da sie im Verhältnis zur Größe des Tieres kürzer sind als bei *Trichodonia*, viel weniger hervor. Auf der Hinterleibsfläche konnte ich nur eine schwächere schwarze Borstenreihe am Hinterrande des 4. und

[1] Zur Staphylinidenfauna des tropischen Afrika (Ann. Mus. Nat. Hung. XIII. 1915), S. 160. Der Habitus deutet auf myrmekophile Lebensweise hin.

[2] A. a. O., S. 173. Leider fehlt auch hier eine biologische Fundangabe; vielleicht ist die Art dorylophil.

5. freien Tergits finden, dagegen stehen gelbe Wimperhaare an den Seiten der Tergite innerhalb des flach aufgebogenen Seitenrandes. Diese letzteren Trichome ebenso wie die kleinen gelben Haarbüschel an der äußersten Spitze des Hinterleibs weisen gleich der Zungenbildung, der Erweiterung der Nebenzungen und der Aushöhlung der Halsschildseiten auf ein echtes Gastverhältnis hin, das allerdings auf einer niedrigen Stufe zu stehen scheint, nach der Verstümmelung der Fühler und zum Teil auch der Tarsen zu urteilen. Wahrscheinlich zieht die relativ sehr bedeutende Körpergröße dieses Gastes die feindliche Aufmerksamkeit der Ameisen in einem hohen Grade auf sich. Über den Vergleich mit *Myrmechusa* siehe oben S. 268.

Die Fühlerbildung konnte ich überhaupt nur nach den schlanken ersten sechs Gliedern beurteilen, da das eine Exemplar nur noch sechs, bzw. drei, das andre sechs, bzw. vier Fühlerglieder hat. Das erste Glied ist walzenförmig, kürzer als der Kopf; das zweite bis vierte lang kegelförmig, mehr als doppelt so lang wie breit, das dritte etwas länger als das zweite oder vierte.

Acanthonia gigantea n. sp.

(Taf. VII, Fig. 10 und 11.)

Magna, castanea, capite nigro, thorace rufo, nitida. Caput subtiliter parce punctatum, punctis setigeris. Prothorax capite duplo latior, dense grosseque punctatus, setis magnis nigris erectis 8—10 utrimque in lateribus et aliquibus in disco. Elytra thorace vix latiora sed paulo longiora, dense coriaceopunctata, utrimque lateraliter setis longis nigris 10—12 munita. Abdomen praeter duo ultima tergita punctatum, basi densius, in medio parcius; tergita singula libera praeter 1um et duo ultima prope basin arcuatim impressa; tergitum 3um in medio fovea ovali, lata, parum profunda instructum; margo lateralis segmenti 5^{i} in dentem brevem, obliquum productus. Latera abdominis dense longeque nigrosetosa, apex breviter flavofasciculatus. (Die übrigen Details der Hinterleibsbehaarung siehe oben S. 273.) — Long. 11 mm, lat. 3,4 mm.

♂. Abdomine nitido, fronte excavata; ♀ Abdomine opaco, fronte deplanata.

Wenn die ebenerwähnten Unterschiede Geschlechtsauszeichnungen sind, dann ist der kurze Seitendorn an der Hinterecke des 5. freien Hinterleibssegments als spezifisches, vielleicht sogar (wie der Seitendorn des 6. Segments bei *Myrmechusa*) als generisches Merkmal zu deuten.

Zwei Exemplare lagen vor. Das ♂ wurde von P. KOHL gefangen in einem Zuge von *Anomma Wilverthi* Em. 30. Mai 1910, das ♀ in einem Zuge von *Anomma Burmeisteri rubella* Sav., ohne Datum (wahrscheinlich auch 1910), St. Gabriel bei Stanleyville. Diese Art ist unter den Jagdgästen von *Anomma* aus der Familie der Staphyliniden weitaus die größte.

3. *Dromanomma*, ein neuer Vertreter des Mimikrytypus der Dorylinengäste.

Dromanomma[1] n. gen. *Aleocharinarum* (Tribus *Myrmedoniini*).

(Taf. VII, Fig. 12 und 13.)

Corpus robustum, formiciforme, antennis pedibusque perlongis et robustis, a genere *Dromeciton* Fauv. capite haud libero, articulo 3° antennarum multo breviore 1°, coxis mediis late distantibus, tibiis apice bispinosis distinctum. Totum corpus pilis flavis erectis, apice curvatis hirsutum.

Caput transversim ovatum fronte depressa, ore propter mandibulas validas paulo producto, oculis permagnis prominentibus, capitis latera fere omnino occupantibus, post oculos oblique angustatum, sed thoraci contiguum, haud liberum. Antennae validae, 11-articulatae, subfractae, elytrorum apicem superantes, art. 1° longo, cylindrico, crasso, scapiformi, sequentibus multo brevioribus, sed omnibus latitudine saltem duplo longioribus, 3° haud longiore 2° vel 4°, 11° modice elongato, acute conico; antennarum forma apicem versus sensim attenuata. Prothorax capite cum oculis vix latior, subglobosus. Elytra duplo latiora thorace et duplo longiora, subquadrata et transversa, convexa, humeris rotundatis, margine postico recto, angulis posticis rotundatis. Abdomen elytrorum latitudine, breve et latum, alte curvatum, marginatum, in medio paulo dilatatum, dein sensim angustatum, supra fere planum. Pedes perlongi, robusti, postici toto corpore longiores. Coxae anticae et posticae contiguae, mediae late separatae. Femora longa, cylindrica, media et postica paulo curvata. Tibiae longae, apice breviter bispinosae, mediae et posticae femoribus longiores et paulo curvatae. Tarsi longi, antici 4-, medii et postici 5-articulati, posteriorum art. 1° valde elongato, sequentibus 4 unitis longitudine fere aequali, mediorum art. 4° parvo. Ungues bini validi et longi, simplices.

---

[1] δρόμων, der Läufer, wegen der langen Beine, analog zu *Dromeciton* gebildet.

Dromanomma hirtum n. sp.

(Taf. VII, Fig. 12 und 13.)

Piceum, subopacum, toto corpore densissime et subtilissime alutaceum, dense flavohirtum, antennis pedibusque rufopiceis. — Long. corporis (bei aufgebogenem Hinterleib) 5 mm; latit. abdominis fere 2 mm; long. antennarum 4 mm; long. pedum posticorum 6,5 mm.

Antennarum articulus 1us capite longior, scapiformis, longe cylindricus, duplo latior 2°; art. 2us—10um latitudine duplo longioribus, sensim angustioribus et propterea sensim absolute brevioribus; art. 11° anguste conico, latitudine plus triplo longiore, duobus praecedentibus unitis fere aequali.

Ein Exemplar, von P. Kohl in einem Zuge von *Anomma Wilverthi* Em. zugleich mit *Trichodonia setigera* im Mai 1910 gefangen, St. Gabriel bei Stanleyville.

Die Photographien der Ober- und Seitenansicht der Type (Taf. VII, Fig. 12 und 13) geben ein gutes Bild von den Formverhältnissen des Rumpfes und der Extremitäten und von der dichten, feinen Behaarung.

Die Mundteile konnte ich an der trocken präparierten Type nur mit dem Binocular von Zeiss (System Greenough) untersuchen. Die Oberkiefer sind kräftig, breit hakenförmig, einfach. Die Unterkiefer konnte ich nicht hinreichend sehen. Die Kiefertaster sind kräftig, mehr durch ihre Dicke als durch ihre Länge auffallend. Das 3. Glied ist kaum dreimal länger als breit, das 4. kurz kegelförmig, fast halb so lang wie das 3. Die Zunge ist auffallend breit zweilappig, mit gerundeten Lappen, ähnlich jener von *Lomechusa*, die Nebenzungen ragen jedoch weiter vor. Die dreigliedrigen Lippentaster sind verhältnismäßig kurz und dick.

Die sehr großen halbkugelförmigen Augen nehmen fast drei Viertel der Kopfseiten ein; sie beginnen hinter den Fühlerwurzeln und reichen bis zur Stelle, wo der verengte Hinterkopf beginnt. Die Breite der zwischen den Augen liegenden flachen Stirn ist gleich der Breite beider Augen zusammen; auf letztere fällt somit die Hälfte der ganzen Kopfbreite. Der Hinterrand des Kopfes ist halb so breit wie der Prothorax und schließt sich an den Vorderrand desselben unmittelbar an. Der Prothorax ist fast kugelförmig, so lang wie breit, nach vorn etwas stärker verengt als nach hinten. Der Seitenrand desselben ist völlig auf die Unterseite umgeschlagen, die Vorderhüften berührend.

Die Behaarung des Körpers ist eine sehr eigentümliche, doppelte.

Der ganze Körper ist oben und unten und ringsum mit einem dichten Kleide dünner, ziemlich langer, abstehender, gelber, an der Spitze gekrümmter Börstchen bedeckt; auf der Unterseite stehen zwischen diesen Trichomen zahlreiche kürzere (weniger als halb so lange) schwarze, vor der Spitze verdickte, fast spindelförmige Borsten; auf der Oberseite fehlen sie gänzlich. Die Schenkel und Schienen sind kurz, abstehend, nicht dicht behaart, die Tarsen sehr dicht mit dickeren, dornartigen Börstchen besetzt. Die zwei Enddornen der Schienen sind kurz, fast parallel.

Die Körperform hat eine ausgesprochene Ameisenähnlichkeit, welche wie bei den übrigen Dorylinengästen des Mimikrytypus als Tastmimikry aufzufassen ist[1]; eine besondere *Anomma*-Ähnlichkeit liegt jedoch nicht vor. Überhaupt ist die Tastmimikry, die in der Ähnlichkeit der Form der einzelnen Körperabschnitte mit jenen der Wirtsameise besteht und in der Ähnlichkeit der Fühlerbildung beider gipfelt, bei *Dromanomma* keineswegs hochentwickelt. Sie ist gar nicht zu vergleichen mit jener von *Mimanomma* (Nr. **194**), welche den Gipfelpunkt des Mimikrytypus unter den dorylophilen Staphyliniden bildet. Sie steht auch weit zurück hinter jener von *Dorylomimus* Wasm. und *Dorylostethus* Brauns, ja sogar hinter jener von *Ocyplanus* Fauv. (*Dorylonia* Wasm.). Dagegen scheinen bei *Dromanomma* Elemente des Symphilentypus mit jenen des Mimikrytypus gemischt zu sein. Die breite, kurz zweilappige Zunge hat große Ähnlichkeit mit jener von *Lomechusa* und deutet auf Fütterung durch die Ameisen hin. Die sehr dichte Behaarung des ganzen Körpers mit langen gelben, gekrümmten Börstchen hängt vielleicht mit Beleckung durch die Ameisen zusammen, obwohl keine konzentrierten gelben Haarbüschel vorhanden sind. Die Hinterleibsform gleicht ebenfalls etwas jener von *Lomechusa* durch die kurze, breite, aufgebogene Gestalt und die starke Wölbung der Unterseite. Die Funktion der kürzeren, schwarzen spindelförmigen Trichome, die nur auf der Unterseite des Körpers stehen, ist rätselhaft; sie haben am ehesten Ähnlichkeit mit den später (im 13. Kapitel) zu erwähnenden keulenförmigen Borsten von *Phyllodinarda*, die als Drüsenhaare anzusprechen sind. Daß bei manchen andern Dorylinengästen des Mimikrytypus, die auf einer höheren Stufe des letzteren stehen (*Dorylomimus*, *Mimeciton*, *Ecitophya*) die Mimikry mit Symphilie sich verbindet, habe ich schon früher erwähnt (z. B. 1904, Nr. **138**) und werde unten (im 11. Kapitel) eine Übersicht dieser Entwicklungswege geben.

[1] Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (Zoologica. Heft 26). 2. Aufl. 1909 (Nr. **164**). Kap. VI, 2: Die Mimikry bei Dorylinengästen. S. 52—66.

Welches sind die Verwandtschaftsbeziehungen von *Dromanomma*? Merkwürdigerweise gibt es unter den *Myrmedoniini*, welche als *Dorylus-Anomma*-Gäste in Afrika leben, keine mit *Dromanomma* im Habitus besonders ähnliche Gattung, wohl aber unter den *Eciton*-Gästen Brasiliens! Hier gleichen die ebenfalls zum Mimikrytypus gehörigen Gattungen *Tetradonia* und *Scotodonia* Wasm. und *Dromeciton* Fauv. in Gestalt des Rumpfes und der Extremitäten in auffallender Weise *Dromanomma*. Namentlich mit der Gattung *Dromeciton* Fauv.[1] ist bei oberflächlicher Betrachtung die Ähnlichkeit so groß, daß man geneigt sein könnte, in der afrikanischen Form nur eine neue Art dieser nämlichen Gattung zu sehen. Bei näherer Vergleichung stellt sich jedoch heraus, daß die vermeintliche Verwandtschaft von *Dromeciton* mit *Dromanomma* eine Täuschung ist. Bei *Dromeciton* ist der Kopf durch einen kurzen, schmalen Stil mit dem Halsschild verbunden, bei *Dromanomma* schließt sich der Hinterrand des Kopfes unmittelbar an den Vorderrand des Halsschildes an und ist ebenso breit wie letzterer; bei *Dromeciton* ist das 3. Fühlerglied ebenso lang wie das 1., bei *Dromanomma* ist es dreimal kürzer und schmaler als das 1., das hier einen dicken, langen Fühlerschaft bildet; bei *Dromeciton* sind sämtliche Hüften einander genähert, bei *Dromanomma* die Mittelhüften weit voneinander abstehend, usw. Die Ähnlichkeit des Habitus beider Gattungen beruht somit bloß auf Konvergenz infolge ähnlicher Anpassungsverhältnisse des Mimikrytypus, durch welche die außerordentliche Länge der Fühler und Beine und die Ameisenähnlichkeit der Form von Kopf, Halsschild und Hinterleib bedingt wird. *Dromeciton* und *Dromanomma* sind ein hervorragendes neues Beispiel für Konvergenzerscheinungen[2] zwischen neotropischen *Eciton*-Gästen und afrikanischen *Anomma*-Gästen innerhalb desselben Anpassungstypus. Die wirklichen Verwandten von *Dromanomma* sind unter den dorylophilen *Myrmedoniini* des afrikanischen Faunengebietes zu suchen. Eine wenngleich ziemlich entfernte Verwandtschaft besteht wohl mit *Ocyplanus* Fauv. (*Dorylonia* Wasm.)[3], welche ebenfalls getrennte Mittelhüften und ein sehr kleines 4. Glied der Mitteltarsen hat, aber eine viel schlankere

[1] Revue d'Entomol. 1904. p. 282 und pl. I, fig. 4.

[2] Siehe Nr. **130** (1902).

[3] *Dorylonia laticeps* Wasm. ist beschrieben in Nr. **138**, S. 635 und Taf. XXXII, Fig. 8. Nach Fauvel, dem ich sie zur Ansicht sandte, ist sie synonym mit *Ocyplanus formicarius* Fauv. (Rev. d'Entomol. 1899. p. 43). Die Synonymie beider Gattungen ist sicher, jedoch nicht jene der beiden Arten, zumal *formicarius* am oberen Senegal und in Abessinien vorkommt, *laticeps* dagegen am Kongo. [Eine Revision der mir bekannten Arten dieser Gattung ist in Nr. **217**, S. 136ff, gegeben.

Körpergestalt, ein hinten eingeschnürtes Halsschild und viel dünnere Fühler und Beine besitzt. Beide Gattungen stellen verschiedene Entwicklungsrichtungen des Mimikrytypus der *Anomma*-Gäste dar, können also nur seitlich miteinander verwandt sein.

Die Konvergenz zwischen dem brasilianischen *Dromeciton* und dem centralafrikanischen *Dromanomma* hat auch mannigfache Parallelen unter andern myrmekophilen und termitophilen Staphyliniden. So z. B. unter den Myrmekophilen in der Konvergenz zwischen der paläarktischen Gattung *Dinarda* Mannerh. und der centralafrikanischen Gattung *Allodinarda* Wasm.[1], unter den Termitophilen in der Konvergenz zwischen der neotropischen Gattung *Perinthus* Cas. und der indomalaiischen Gattung *Pseudoperinthus* Wasm.[2], zwischen der neotropischen Gattung *Termitopsenius* Wasm. und der indomalaiischen Gattung *Hamitopsenius* Wasm.[3], zwischen der nordamerikanischen Gattung *Philotermes* Kr. und der südafrikanischen Gattung *Philotermimus* Reichensp.[4] usw. Zwischen verschiedenen Gattungen physogastrer termitophiler Aleocharinen kommen Konvergenzen sehr häufig vor[5].

4. *Dorylocratus*, ein neuer, aus dem Mimikrytypus von *Dorylomimus* hervorgegangener, hochentwickelter Symphilentypus.

(Hierzu Taf. VIII, Fig. 14—23.)

Die Aleocharinengattung *Dorylomimus* Wasm. wurde 1904[6] beschrieben mit *D. Kohli* vom oberen Kongo als typischer Art. 1909[7] kam noch *D. Lujae* vom unteren Kongo hinzu, von Luja bei *Dorylus* (*Anomma*) *Kohli* Wasm. entdeckt, während *Dorylomimus Kohli* bei *Anomma Wilverthi* Em. gefunden worden war. Aus den Beobachtungen von P. H. Kohl über die Lebensweise von *Dorylomimus Kohli* (Nr. **138**, S. 660—664) geht hervor, daß dieser Gast des Mimikrytypus zugleich auf einer gewissen Stufe der Symphilie steht, indem er mit

---

[1] Vgl. Nr. **164**, S. 175—178.

[2] Nr. **207**, S. 189—195.

[3] Nr. **207**, S. 198ff.

[4] A. Reichensperger, Myrmekophilen und Termitophilen aus Natal und Zululand, gesammelt von J. Trägårdh (Meddel. Göteborgs Mus. Zool. Afd. 5. 1915), S. 4 separ.

[5] Nr. **207**, S. 188—189.

[6] Nr. **138**, S. 620—625 und Taf. XXXI, Fig. 3, *a*—*c*; Lebensweise S. 660—664.

[7] Nr. **164**, S. 180 und Taf. V, Fig. 4. — *D. Lujae* muß übrigens wegen der verschiedenen Bildung der Fühler und Beine zur neuen Gattung *Dorylonannus* erhoben werden. Siehe unten im 5. Kapitel.

Vorliebe auf den Treiberameisen in der Kopfgegend derselben sitzt und sie sogar durch Fühlerschläge zur Fütterung auffordert. Seine Beleckung durch die Ameisen konnte P. Kohl nicht beobachten, wohl aber umgekehrt, daß nämlich der kleine Käfer die Körperoberfläche der Ameise eifrig beleckt; dies erinnert an Escherichs[1] Beobachtungen über die Beleckung von *Myrmecocystus viaticus* durch *Piochardia* (*Oxysoma*) *Oberthüri* Fauv. Die Bildung der Unterlippe von *Dorylomimus Kohli* (Nr. **138**, Taf. XXXI, Fig. 3 *d*) steht durch die sehr breiten löffelförmigen Nebenzungen und die kurzen Lippentaster in gutem Einklang mit seiner Fütterung durch die Wirte. Äußere Exsudatorgane sind bei *Dorylomimus* kaum spurenhaft angedeutet (je nach den Arten), die Exsudatgruben höchstens durch schwache Halsschildfurchen, die Exsudattrichome durch einzelstehende gelbe Börstchen; der hoch eiförmige, schmal gerandete Hinterleib zeigt keine Spur einer Aushöhlung (vgl. Taf. VIII, Fig. 25 und Taf. IX, Fig. 26).

Würde man nun rein theoretisch die Frage stellen: Wie kann aus einer *Dorylomimus*-Form durch Steigerung der symphilen Anpassungscharaktere eine möglichst hohe Stufe des echten Gastverhältnisses hervorgehen, so müßte die Antwort lauten:

1. Die Körpergröße muß zunehmen, damit die Reize des Gastes die Aufmerksamkeit der Wirte mehr auf sich ziehen. 2. Es müssen sich zugleich Exsudatgruben und konzentrierte Exsudattrichome als Anziehungsmittel für die Ameisen entwickeln. Am vollkommensten wäre es, wenn sich der ganze Hinterleib in einen breit ausgehöhlten, ringsum mit symphilen Exsudatbüscheln reich besetzten Exsudatbecher umwandeln und überdies auf Kopf und Halsschild eigene Exsudatgruben auftreten würden. 3. Die symphile Umbildung der Unterlippe müßte in der bei *Dorylomimus* bereits eingeschlagenen Richtung weiter fortschreiten durch Verbreiterung der Zunge bzw. der Nebenzungen.

Diese theoretischen Postulate sind tatsächlich in überraschender Weise erfüllt in der neuen Gattung *Dorylocratus*, welche namentlich in bezug auf die Entwicklung der Exsudatorgane unter allen bisher bekannten Staphyliniden auf der höchsten Stufe der symphilen Anpassung steht.

Zur Veranschaulichung gebe ich, zum Teil mit demselben Objektiv und in derselben Vergrößerung aufgenommen, die Ober- und Seiten-

[1] Biologische Studien an algerischen Myrmekophilen (Biol. Centralbl. XXII. 1902. Nr. 20—22), S. 640ff.

ansicht von *Dorylocratus rex* n. sp. (Taf. VIII, Fig. 14—18) und *Dorylomimus Kohli* Wasm.[1] (Taf. VIII, Fig. 25 und Taf. IX, Fig. 26).

Dorylocratus[2] n. g. *Aleocharinarum.*

Generi *Dorylomimus* Wasm. affinis et ab eo derivandus. Differt statura longe majore et latiore, capite breviore, postice bifoveolato, thorace transverso, antice bifoveolato, abdomine latiore, supra haud convexo sed excavato, in medio longitudinaliter carinato, marginibus abdominis circumcirca dense lateque albidofasciculatis, ligula latiore, haud parallela sed apicem versus dilatata et apice incisa. Scutellum magnum, semilunare. Alae nullae. Antennae 11-articulatae, scapo longo, curvato, flagello gracili. Pedes longi, graciles, tibiis apice bispinosis, tarsis omnibus 4-articulatis, art 1° et ultimo elongatis, tarsis anticis et mediis infra albosetosis (dicht mit weißen Hafthaaren besetzt); coxae anticae et posticae separatae, mediae contiguae; femora et tibiae media et postica curvata.

Dorylocratus rex n. sp.
(Taf. VIII, Fig. 14—20.)

Rufoferrugineus[3], capite magis rufopiceo, abdomine supra piceo vel nigropiceo (praeter carinam longitudinalem rufam), infra dilutiore, antennis pedibusque rufoferrugineis. Caput, prothorax (praeter foveas binas in margine antico opacas) et elytra nitida; caput subtiliter rugosopunctatum, prothorax et elytra subtilissime alutacea; abdomen supra opacum, dense rauceque granulosum, infra subnitidum, subtiliter alutaceum. Segmenta singula abdominis (praeter ultimum) in margine postico lateraliter et ventraliter albidosetosa, supra in margine laterali late albidofasciculata.

Long. corporis 6 mm, lat. abdominis 3 mm. Long. antennarum 3,5 mm (scapi 1,4 mm, flagelli 2,1 mm). Long. pedum posticorum 8 mm: femorum postic. 3 mm, tibiarum postic. 2,4 mm, tarsorum postic. 2,6 mm (Maßangaben der Mundteile folgen unten).

---

[1] Die Photogramme in Nr. **138**, Taf. XXXI, Fig. 3 und 3a waren mit Zeiss Objektiv a_2 aufgenommen, das keine Tiefenzeichnung geben kann. Die obigen neuen Photogramme sind mit Leitz Micros. 42 mm bei fast geschlossener Blende aufgenommen.

[2] *κράτος*, Herrschaft, Sieg (Dorylusbeherrscher).

[3] An den in Bolles-Leescher Lösung konservierten Exemplaren sind die beiden Gruben am Vorderrand des Halsschildes durch hellere Färbung hervortretend und auf den Flügeldecken steht jederseits eine dunkle, schräge Längslinie. An dem trocken präparierten Exemplar sind diese Färbungsunterschiede verschwunden.

P. Hermann Kohl fing drei Exemplare dieses merkwürdigen Gastes in drei verschiedenen Zügen von *Anomma Wilverthi* Em., St. Gabriel bei Stanleyville (oberer Kongo), 7. Oktober 1909 usw. Zwei derselben wurden mir vom Finder gütigst überlassen; davon wurde eines trocken präpariert und mußte zu diesem Zwecke sukzessiv in Alcoh. absol., Alcoh. × Xylol und Xylol × Paraffin gehärtet werden, da nach bloßer Behandlung mit Alkohol der Hinterleib wie ein dürres Blatt einschrumpfte, in der Konservierungsflüssigkeit sich jedoch wiederum vollkommen ausdehnte; bei dem erwähnten Härtungsverfahren trat dagegen keine Schrumpfung ein. Von diesem Exemplare sind die Photographien Taf. VIII, Fig. 14—16 und 18 genommen. Das andre Exemplar blieb in Bolles-Leescher Lösung aufbewahrt und wurde in feuchter Kammer photographiert (Taf. VIII, Fig. 17). Von diesem zweiten Exemplare wurden die Präparate der Mundteile genommen (Taf. VIII, Fig. 19 und 20), welche mit Alaunkarmin (Grenacher) gefärbt und mit Eosin nachgefärbt wurden. Diese langsame Färbungsmethode gibt, wie die Abbildung von Unterkiefer und Unterlippe (Taf. VIII, Fig. 20) zeigt, in denen die Muskeln und Nerven schön sichtbar wurden, ausgezeichnete Resultate, namentlich für mikrophotographische Aufnahme der so gefärbten Kanadabalsampräparate bei Anwendung von Obernetter-Silber-Eosinplatten mit Gelbgrünscheibe Zeiss[1]. Zu Schnittserien konnte leider einstweilen kein Exemplar verwandt werden, um die Exsudatorgane näher zu untersuchen.

Äußere Geschlechtsunterschiede konnte ich an den vorliegenden drei Exemplaren nicht finden.

Ich lasse nun die nähere Beschreibung folgen.

Abgesehen von jenen Charakteren, welche auf die Steigerung der Symphilie sich beziehen, bekundet sich bei *Dorylocratus* nicht nur im allgemeinen Habitus, sondern auch in den Einzelheiten der äußeren Morphologie — Gestalt von Kopf, Halsschild, Flügeldecken, Fühler und Beinen — eine ganz unverkennbare und sehr nahe Verwandtschaft mit *Dorylomimus*; die abweichenden Charaktere sind ferner durch Umbildung von *Dorylomimus*-Merkmalen verständlich. Zwischen diesen beiden Gattungen besteht also nicht Konvergenz — wie zwischen *Lomechusa* und *Myrmechusa*, *Dromanomma* und *Dromeciton* — sondern Descendenz, und zwar ist *Dorylocratus* als die in symphiler Richtung

[1] Es wurden Vergleichsaufnahmen gemacht von 50facher bis 400facher Vergrößerung mit Zeiss AA und D. Die besten Details der Bilder zeigten sich bei 70- bis 160facher Vergrößerung. Zur Reproduktion in dieser Arbeit wurde nur die 90fache Vergrößerung ausgewählt (Taf. VIII, Fig. 20).

weiter spezialisierte Form von dem mehr indifferenten *Dorylomimus*-Typus abzuleiten. Diese Verwandtschaft ist jedoch, wie im folgenden Kapitel bei den Gattungen der *Dorylomimini* gezeigt werden wird, nicht so zu verstehen, als ob *Dorylocratus rex* aus *Dorylomimus Kohli* oder aus einer andern heute lebenden *Dorylomimus*-Art sich stammesgeschichtlich entwickelt habe, zumal »Übergänge« zwischen beiden Gattungen uns vollständig fehlen.

Kopf. — Ähnlich jenem von *Dorylomimus Kohli*, aber viel kürzer und breiter, nicht lang oval, sondern kreisförmig, mit größeren und stärker vorspringenden Augen und mit zwei tiefen, breiten Exsudatgruben auf dem Hinterkopf, durch die derselbe beiderseits beulig erhaben und in der Mitte stumpf gekielt erscheint (Taf. VIII, Fig. 18). Die Schläfen sind um die Hälfte kürzer als die Augen. Der Hinterrand des Kopfes ist gerundet und schließt sich durch einen sehr kurzen Hals an den Prothorax an. Die Skulptur des Kopfes ist schwach glänzend, bei schwacher Vergrößerung fein lederartig, bei stärkerer feinkörnig punktiert, und zwar etwas rauher als auf Halsschild und Flügeldecken. Am Hinterrand des Kopfes steht beiderseits eine Anzahl kurzer weißer Borsten.

Fühler (Taf. VIII, Fig. 14—18). — Ähnlich jenen von *Dorylomimus*, elfgliedrig, etwas mehr als halb so lang wie der Rumpf (Maße siehe oben S. 281), mit schaftförmigem ersten Gliede und schlanker, nicht verdickter Geißel. Der Schaft ist jedoch nicht fast gerade, wie bei *Dorylomimus*, sondern nahe der Basis knieförmig gebogen; er ist etwas mehr als halb so lang wie die Fühlergeißel und nur wenig dicker als die Basis der letzteren. Das 2. Fühlerglied (das 1. der Geißel) ist fast dreimal so lang wie breit, das 3. doppelt so lang wie breit, die folgenden Glieder nehmen an Länge allmählich ab, an Dicke dagegen kaum zu; das 8.—10. Glied sind quadratisch, das 11. lang kegelförmig, etwas kürzer als die drei vorhergehenden zusammen. Die Behaarung der Fühler ist kurz und fein.

Mundteile (Taf. VIII, Fig. 19—20). — Die Oberlippe ist breit zweilappig, in der Mitte tief eingeschnitten, die Lappen gerundet. Die Oberkiefer (Taf. VIII, Fig. 19) sind kurz und kräftig, breit hakenförmig, der linke in der Mitte mit zwei zahnartigen, seichten Kerben, der rechte ungezähnt. Die Unterkiefer (*m* in Taf. VIII, Fig. 20) sind relativ kurz und breit, beide Laden von gleicher Länge, beide dicht und lang bewimpert, die sehr feinen Wimpern der Außenlade erstrecken sich rings um die Spitze bis zur Mitte des Außenrandes. Die Kiefertaster (*mp* in Taf. VIII, Fig. 20) sind viergliedrig, das 2. Glied dick keulen-

förmig, das 3. kürzer und schmaler als das 2., walzenförmig, das 4. etwas weniger als halb so lang wie das 3., kegelförmig. An der Unterlippe (Taf. VIII, Fig. 20) ist die Zunge (*z*) schmal, gegen die Spitze geradlinig erweitert und daselbst dreieckig eingeschnitten. Die Nebenzungen (*p*) sind breit scheibenförmig, so lang wie die Zunge, fast ohne Wimpern, in häutige Löffel umgewandelt. Die Lippentaster (*lp*) sind dreigliedrig, kurz, das 2. Glied schmaler und um die Hälfte länger als das 1., das 3. Glied nur halb so breit wie das 2. und nur ein Drittel von der Länge desselben.

Die Maße der Mundteile sind[1]: Länge der Oberkiefer 594 μ; Breite des Stammes der Unterkiefer + Unterlippe (an der Basis) 666 μ; Länge des 2. Kiefertastergliedes 250 μ; Länge des 2. Lippentastergliedes 126 μ; Länge der Zunge 72 μ.

Im Vergleich zu *Dorylomimus* ergeben sich folgende Unterschiede: Bei *D. Kohli* ist die Oberlippe nur flach ausgerandet, die Zunge viel schmaler linienförmig, gegen die Spitze nicht erweitert und daselbst nicht eingeschnitten, sondern schmal zugerundet (vgl. Nr. **138**, Taf. XXXI, Fig. 3 *d*); die zwei ersten Lippentasterglieder sind viel stärker verdickt und das 3. Glied nur wenig kürzer als das 2. Die Lippentaster sind somit bei *Dorylocratus* stärker reduziert als bei *Dorylomimus*, die Zunge dagegen vergrößert; die scheibenförmigen Nebenzungen sind bei beiden Gattungen ähnlich. Ferner sind die Unterkiefer bei *Dorylocratus* relativ kürzer und breiter, und die Kiefertaster kürzer, namentlich im 3. Gliede.

Prothorax (Taf. VIII, Fig. 18). — Von herzförmiger Grundform wie bei *Dorylomimus*, aber viel breiter, um ein Drittel breiter als lang, der Vorderrand kaum breiter als der Kopf samt den Augen, fast gerade, mit zwei sehr kleinen Zähnchen in der Mitte, die an den Hals des Kopfes sich anlegen. Die Vorderecken sind stumpf gerundet, die Seiten bis hinter der Mitte stark und fast geradlinig verengt, von da bis zu den Hinterecken parallel; die Hinterecken sind nicht vorspringend wie bei *Dorylomimus*, sondern rechtwinklig, der Hinterrand gerade. Die Seitenrandlinien des Prothorax sind wie bei *Dorylomimus* vollkommen auf die Unterseite herabgebogen und berühren die Vorderhüften. Die Oberfläche ist flach kissenförmig gewölbt, die Vorderecken stärker gewölbt. In der Mitte zieht eine feine schwarze Längslinie von der Spitze bis zur Basis. Am Vorderrand des Prothorax steht jederseits von der Mittellinie eine tiefe, hufeisenförmige, nach vorn offene Exsudatgrube (Taf. VIII, Fig. 18), jede von einem Viertel der Prothorax-

[1] Mit dem Ocularmikrometer gemessen.

breite; die Mitte des Vorderrandes bildet einen flachen, breiten Kiel, der die beiden Gruben voneinander trennt. Dieselben sind vollkommen glanzlos und rauh punktiert und machen den Eindruck eines Cribellums. Die übrige Oberfläche des Prothorax ist glänzend, bei stärkerer Vergrößerung fein lederartig punktiert. Das Schildchen ist quer dreieckig, ziemlich groß, viel stärker entwickelt als bei *Dorylomimus*, wo es fast punktförmig ist.

Flügeldecken (Taf. VIII, Fig. 14 und 16—17). — Vom *Dorylomimus*-Typus durch ihre nach hinten erweiterte Form und die gerundet abgestutzten inneren Nahtränder, aber viel breiter. Sie sind quer, an der Basis fast so breit wie der Vorderrand des Halsschildes, die Seiten gegen die Spitze fast geradlinig erweitert, an der Spitze zusammen fast doppelt so breit wie in der Mitte lang. Sie sind flach gewölbt, mit vertiefter Nahtgegend. Die Nahtränder sind (wie bei *Dorylomimus*) kürzer als die Seitenränder, hinten gerundet abgestutzt, so daß das Mesonotum zwischen ihnen sichtbar ist; der Hinterrand jeder Flügeldecke ist daher bogenförmig gerundet vom Nahtzwischenraum gegen die stumpfen Außenecken hin. Die Flügeldecken sind glänzend, ihre Skulptur fein lederartig. Beiderseits auf der Scheibe steht eine kurze, schräge, dunkel gefärbte Längslinie (Taf. VIII, Fig. 16, 17), die an dem trocken präparierten Exemplar nicht mehr sichtbar ist. Flügel fehlen (wie auch bei *Dorylomimus*).

Hinterleib (Taf. VIII, Fig. 14—17). — Sehr breit eiförmig, unten gewölbt und oben schalenförmig ausgehöhlt, in seiner größten Breite ungefähr viermal so breit wie der Vorderrand des Halsschildes und mehr als doppelt so breit wie der Hinterrand der Flügeldecken. Die Gestalt geht aus den Photographien klar hervor, wobei die Aufnahmen des trocken präparierten Exemplars (Taf. VIII, Fig. 14 und 15) mit derjenigen der in Bolles-Leescher Lösung konservierten (Taf. VIII, Fig. 16 und 17) zu vergleichen sind. Das erstere Exemplar war vor der Trockenpräparation ein wenig breiter als das letztere; es ist somit die muschelförmige Aushöhlung der Oberseite durch das Härtungsverfahren etwas stärker geworden.

Die Zahl der auf der Oberseite des Hinterleibs sichtbaren Segmente ist sieben. Sie sind auf der ganzen ausgehöhlten Fläche sehr dicht und grob rauhkörnig punktiert, mit einem durchgehenden Längskiel in der Mitte. Das erste Segment ist über die Flügeldeckenbasis seitlich aufgebogen. Die Seitenzipfel sämtlicher Segmente sind — mit Ausnahme des siebenten — weit vorgezogen und nach innen umgeschlagen über den Muschelrand. Sie endigen in einen breiten, weißen,

membranösen, an den Rändern fein weiß gefransten Endzipfel, der das hauptsächliche Exsudatorgan zu sein scheint. Unmittelbar an diesen Endzipfel schließt sich eine Reihe kammförmiger weißer Zipfel an, die ebenfalls an der Spitze feine weiße Fransen tragen, und an dem betreffenden Segmentrand über die ganze Ventralseite des Hinterleibes hin ziehen, von der Seitenlinie der Ventralsegmente an jedoch bedeutend kürzer werden. Diese weißen Zipfel, die den gegen die Basis allmählich erweiterten, lang und spitz dreieckigen Zinken eines Kammes gleichen, entsprechen in ihrer Lage den gelben Börstchen, die sich an den Segmenträndern von *Dorylomimus Kohli* (vgl. Taf. VIII, Fig. 25 und 25a) seitlich und ventral vorfinden. Sie unterscheiden sich von den ganz weißen Endzipfeln dadurch, daß sie nur an der Spitze weiß sind, gegen die Basis erst gelb und dann bräunlich werden. Jeder dieser Exsudatkämme zählt an dem aufgebogenen Seitenrande des Segments bis zur ventralen Seitenlinie sechs bis acht langer Zinken, worauf dann am Ventralrand noch — je nach der Breite des Segments — 10—20 kürzere Zinken folgen. Auf der Dorsalfläche des Hinterleibs finden diese Kämme eine kurze Fortsetzung in drei bis vier schmalen, etwas dunkleren Zinken an jeder Seite des 2.—6. Segments[1]. Zwischen den obenerwähnten breit membranös endigenden Seitenzipfeln der Segmente steht am 3.—6. Segment noch in der Mitte des Segmentrandes ein mehr senkrecht aufgerichteter Zwischenzipfel, der in einen kürzeren membranösen Anhang endigt.

Wir haben somit dreierlei Modifikationen von Exsudatbüscheln hier vereinigt: die in einen breiten membranösen Endzipfel endigenden Seitenzipfel der Segmente; die einen schmalen membranösen Anhang tragenden Zwischenzipfel, und endlich die membranös endigenden Randkämme der Segmente. Da kein Exemplar zu Schnittserien verwandt werden konnte, läßt sich über die Art und Weise der Exsudatfunktion einstweilen nichts aussagen; wahrscheinlich handelt es sich um Verdunstungsorgane eines adipoiden Drüsensekrets[2]. Als Exsudattrichome im eigentlichen Sinne kann man weder die membranösen Zipfel noch die Zinken der Kämme selber bezeichnen, sondern nur deren äußerst zarte Endfasern. Wahrscheinlich stellen jedoch diese eigentümlichen membranösen Exsudatbüschel umgewandelte Trichome dar, ähnlich wie die membranösen Hafthaare an den Tarsen umgewandelte Trichome sind.

---

[1] Bei dem trocken präparierten Exemplar sind sie durch den aufgebogenen und überragenden Seitenrand verdeckt, bei den beiden in BOLLES-LEEscher Lösung konservierten Exemplaren jedoch deutlich sichtbar. [2] Siehe Nr. **134**.

Durch die außerordentliche Breite des Hinterleibes und die auffallenden weißen Exsudatorgane an den Seitenzipfeln und den Segmenträndern erhält *Dorylocratus* eine oberflächliche Ähnlichkeit mit manchen physogastren termitophilen Aleocharinen, namentlich mit *Termitobia* Wasm. Bei letzterer Gattung beruht jedoch die weiße Zeichnung des Hinterleibes direkt auf den membranösen Zwischenbändern der Segmente, nicht auf anhängenden Exsudatbüscheln.

Die Färbung von *Dorylocratus* ist am Vorderkörper rostrot, meist mit etwas dunklerem Kopf und etwas helleren Exsudatgruben des Prothorax. Außerdem zeigt sich an den frischen (bzw. in Bolles-Leescher Lösung konservierten) Exemplaren eine kurze dunkle Schräglinie auf der Scheibe jeder Flügeldecke. Der Hinterleib ist heller oder dunkler pechbraun, die Oberseite viel dunkler als die Unterseite; auf der Oberseite ist die gekielte Mittellinie stets heller, Fühler und Beine sind gelbbraun.

Beine (Taf. VIII, Fig. 14 und 15). — Ähnlich wie bei *Dorylomimus* gebildet und die nahe Verwandtschaft beider Gattungen bestätigend. Sie sind lang und schlank, relativ kaum kürzer als bei *Dorylomimus*, obwohl der Rumpf von *Dorylocratus* viel breiter ist. Die 8 mm langen Hinterbeine übertreffen den Körper erheblich an Länge. Die Hüften sind sehr lang und etwas plattgedrückt, besonders die hinteren. Die Vorderhüften stehen sehr weit auseinander wie zwei Stelzen, viel weiter als bei *Dorylomimus*, weil das Prosternum, an dessen Seiten sie eingefügt sind, viel breiter ist. Das Prosternum springt zwischen den Vorderhüften breit kielförmig vor. Die Mittelhüften sind einander genähert, die Hinterhüften voneinander entfernt, aber nicht so weit wie die Vorderhüften. Die Schenkel sind dünn, seitlich etwas zusammengedrückt, die vorderen gerade, die mittleren und hinteren mäßig gekrümmt. Die Schienen sind schmal, wenig kürzer als die Schenkel, die vorderen gerade, die mittleren und hinteren schwach gekrümmt, alle mit zwei Dornen an der Spitze (s. Taf. VIII, Fig. 14) und mit kurzen gelben Börstchen dicht besetzt, besonders die vorderen gegen die Spitze hin. Die Tarsen sind sämtlich viergliedrig, mit stark verlängertem 1. und 4. Glied. Besonders die Hintertarsen sind sehr lang, wenig kürzer als die Schenkel (Maße oben S. 281); das 1. Glied ist so lang wie die drei folgenden zusammen, das 4. so lang wie die zwei vorhergehenden zusammen, die ungefähr dreimal so lang wie breit und unter sich gleich lang sind. An den Mitteltarsen ist das 1. Glied so lang wie die drei folgenden zusammen, das 4. doppelt so lang wie die zwei vorhergehenden zusammen, die wenig länger als breit

sind. An den Vordertarsen ist das 1. Glied so lang wie das 4., doppelt so lang wie das 2. und 3. zusammen, die nicht länger als breit sind. Die zwei Klauen aller Tarsen sind einfach, kräftig, schwach gekrümmt. Die Unterseite der Vorder- und Mitteltarsen ist, namentlich an den Vordertarsen, sehr dicht mit äußerst feinen, weißen, membranösen Hafthaaren besetzt, die jenen von *Dorylomimus* (Taf. VIII, Fig. 21 und 22) gleichen. An den Hintertarsen konnte ich sie nur spärlich bemerken auf der Unterseite des Klauengliedes. Im übrigen sind die Tarsen dicht mit gelben Börstchen besetzt.

Im Vergleich mit *Dorylomimus* ergeben sich folgende Unterschiede. Die Beine von *Dorylomimus* sind dünner, die Vorderhüften nur schmal getrennt, die Schenkel und Schienen mit Ausnahme der sehr schwach gekrümmten Hinterschenkel gerade; die Schienen haben ebenfalls zwei Enddornen. Die Tarsen zeigen ganz andre Größenverhältnisse, indem das 1. Glied viel stärker verlängert ist als das 4. An den sehr schlanken Hintertarsen ist das 1. Glied[1] kürzer als die drei folgenden zusammen, deren jedes etwa fünfmal so lang wie breit ist; das 4. Glied ist von der Länge des 2. und nur sehr wenig länger als das 3. (vgl. Taf. VIII, Fig. 22). Auch an den Vorder- und Mitteltarsen[2] ist das 1. Glied viel stärker verlängert als das 4., und das 2. und 3. Glied sind hier erheblich länger als breit. Membranöse Hafthaare finden sich bei *Dorylomimus Kohli* auf der Unterseite des 1. und 3. Gliedes der Vordertarsen (vgl. Nr. **138**, Taf. XXXI, Fig. 3c), sowie auf der Unterseite der drei ersten Glieder der Mitteltarsen (siehe in vorliegender Arbeit Taf. VIII, Fig. 21); außerdem auch auf der Unterseite der drei letzten Glieder der Hintertarsen (Taf. VIII, Fig. 22); hier sind sie jedoch schmäler und gehen auf dem 2. Gliede in gewöhnliche Börstchen fast allmählich über. Sie dienen dem Käfer zum leichteren Festhalten an seinem Wirt beim Umherklettern auf demselben (vgl. Nr. **138**, S. 621 und 664). Auch die mit *Dorylomimus* verwandte Zwerggattung *Dorylonannus*, die im 5. Kapitel beschrieben werden wird, hat mit Hafthaaren dicht besetzte Tarsen.

Von Trichomen abgeleitete membranöse Haftapparate an den Beinen dorylophiler Staphyliniden Afrikas.

(Hierzu Taf. VIII, Fig. 21—23.)

Dieselben lassen sich unterscheiden in schmaler oder breiter lanzettförmige Hafthaare, in Haftlappen und Haftpolster. Die primi-

[1] Dasselbe mißt an dem in Taf. VIII, Fig. 22 photographierten Präparat von *D. Kohli* 522 μ (mit Ocularmikrometer gemessen).

[2] Das erste Glied der Mitteltarsen mißt an dem in Taf. VIII, Fig. 21 photographierten Präparat von *D. Kohli* 210 μ.

tivste und häufigste Form sind die Hafthaare. Schon 1904 (Nr. **138**) habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß sie bei vielen Gattungen dorylophiler Staphyliniden Afrikas vorkommen, nämlich außer bei den obenerwähnten Aleocharinengattungen *Dorylomimus*, *Dorylocratus* und *Dorylonannus* auch bei *Dorylogaster* Wasm. In der Unterfamilie der *Pygostininae* scheinen die Hafthaare noch häufiger zu sein. Vor allem sind die rudimentären, eingliedrigen Tarsen der Gattungen *Sympolemon*, *Micropolemon* (mit den Untergattungen *Micropolemon*, *Anapolemon* und *Hemipolemon*) und *Nannostenus* Wasm. (siehe unten im 9. und 10. Kapitel) dicht mit Hafthaaren besetzt. Aber auch die normal gebildeten Tarsen von *Eupolemon*, *Eupygostenus*, *Anommatophilus* und *Anommatoxenus* Wasm. weisen zahlreiche membranöse Hafthaare auf, spärlicher und in geringerem Grade sogar jene von *Pygostenus* Kr.

Besonders zahlreich und lang sind die weißen, schmal lanzettförmigen Hafthaare an den eingliedrigen Tarsen der kleinen, äußerst langbeinigen Aleocharinengattung *Dorylogaster* (Mimikrytypus)[1], die in noch höherem Grade ein Klettertier zu sein scheint als *Dorylomimus*. Bei den gleichfalls sehr kleinen, aber kurzbeinigen Pygosteninen der Gattung *Doryloxenus* (Trutztypus), die als Reiter ihre Wirte begleiten, sind die rudimentären Tarsen mit trichterförmigen Haftlappen besetzt (vgl. Nr. **145**, Taf. Fig. 3), die aus einer Verbreiterung der membranösen Hafthaare hervorgegangen sind. Die auf dem Höhepunkt des Mimikrytypus der dorylophilen Staphyliniden stehende Gattung *Mimanomma* Wasm. (Nr. **194**) besitzt keine lanzettförmigen Hafthaare an den Tarsen, sondern nur kurze Haftlappen zwischen den Klauen aller Tarsen, überdies aber eigentümliche Haftpolster (Pulvillen), breite, ziemlich dicke membranöse Ballen oder Scheiben, die mit sehr kleinen Papillen besetzt sind. Ich finde sie an meinen neuen Präparaten von *Mimanomma* auf der Unterseite des Klauengliedes der Vordertarsen, auf der Unterseite der zwei ersten Glieder der Hintertarsen, an der Mitte des Außenrandes der Vorderschienen und an der Spitze der Mittelschienen. Zum Vergleich mit den Hafthaaren von *Dorylomimus* (Taf. VIII, Fig. 21 und 22) gebe ich die Photographie des Haftpolsters der Vordertarse von *Mimanomma spectrum* Wasm. (Taf. VIII, Fig. 23, *hp* = Haftpolster).

Wahrscheinlich hängt die weite und mannigfaltige Verbreitung membranöser Haftapparate an den Beinen afrikanischer *Anomma*-Gäste

---

[1] Siehe Nr. **217**, S. 102—105.

mit dem raschen Laufe der Treiberameisen zusammen, welche nicht bloß die gewöhnlich auf ihren Wirten reitenden oder kletternden kleinen, kurz- oder langbeinigen Gattungen, sondern auch manche der größeren, welche zu Fuß ihre Wirte zu begleiten pflegen, nötigt, sich gelegentlich an die Ameisen anzuklammern. Für *Sympolemon anommatis* Wasm., der sich für gewöhnlich springend fortschnellt (Nr. **138**, S. 640f. und 665 und Taf. XXXIII, Fig. 11c), haben die durch zahlreiche Tafthaare pantofffelförmig verbreiterten Tarsen wahrscheinlich noch eine andre biologische Bedeutung, daß nämlich der Käfer nach dem Sprunge mit seinen Tarsen nicht im Sande versinkt (Nr. **184**, S. 228), ein Analogon zu *Syrrhaptes paradoxus*.

Bei denjenigen *Myrmedoniini*, welche wie *Myrmedonia* Er., *Aenictonia* Wasm.[1] und *Ocyplanus* Fauv. (*Dorylonia* Wasm.) nach den Beobachtungen von P. Kohl die *Anomma*-Züge raschen Laufes umschwärmen oder ihren Nachtrab bilden, fand ich keine Hafthaare oder andre Haftapparate an den Beinen.

5. Die Zwerggattung *Dorylonannus* und der Tribus der *Dorylomimini*.

(Hierzu Taf. VIII, Fig. 14—25 und Taf. IX, Fig. 26.)

Dorylonannus[2] n. g. *Aleocharinarum*.

(Taf. VIII, Fig. 24 und 24*a*.)

Generi *Dorylomimus* affinis, sed statura perparva et relative multo latiore, capite magno, transverso-globoso, antennis brevioribus et multo crassioribus, flagello antennarum ab art. 3°—11um clavam crassam, solidam formante, thorace transverso-cordiformi, antice bicanaliculato, elytrorum sutura depressa sed integra, apice haud abbreviata; abdomine subgloboso, latius marginato, pedibus multo brevioribus, coxis anticis contiguis, tibiis anticis apicem versus dilatatis, infra dense longeque albosetosis, tibiis et tarsis posticis valde incrassatis, tarsis posticis pervalide unguiculatis.

Typus (einzige Art): *Dorylomimus Lujae* (Nr. **164**, 1909, S. 180 bis 181): Flavotestaceus, capite et abdominis facie superiore nigropiceis, subnitidus, breviter et parce flavopubescens. Long. 1,8 mm, lat. abdominis 0,8 mm. — Sankuru, Bezirk Kassai am unteren Kongo, 1906 in einem Zuge von *Dorylus* (*Anomma*) *Kohli* Wasm. von Herrn E. Luja entdeckt. Nur ein Exemplar bisher bekannt (in meiner Sammlung).

[1] Vgl. die Revision der Gattung *Aenictonia* in Nr. **211**, **213**, **214**.

[2] νάννος, Zwerg, Püppchen.

Während *Dorylocratus* wegen seiner ansehnlichen Größe von 6 mm als Riesengattung der *Dorylomimus*-Gruppe bezeichnet werden kann, muß *Dorylonannus* umgekehrt eine Zwerggattung genannt werden, die der kleinsten Arbeiterform ihrer Wirtsameise speziell angepaßt ist. Der auf Täuschung der Wirte berechnete Mimikrytypus der dorylophilen Staphyliniden bezieht sich zunächst auf die annähernd gleichgroße Arbeiterform der betreffenden Doryline, wie ich bereits früher (Nr. **164**, S. 56ff.) ausgeführt habe. *Anomma Kohli* ist aber ohnehin kleiner und gedrungener als *A. Wilverthi*, und ihre kleinste Arbeiterform (2—2,5 mm) besitzt kurze, dicke Fühler und kurze Beine. *Dorylomimus Kohli* ist der viel schlankeren kleinen (etwa 4 mm messenden), aber nicht der kleinsten Arbeiterform von *Anomma Wilverthi* angepaßt, zeigt jedoch bedeutende Schwankungen in der Körpergröße, wie wir unten bei der Übersicht der *Dorylomimus*-Arten sehen werden. *Dorylocratus* endlich erreicht in der Größe die mittlere Arbeiterform von *A. Wilverthi* (6—7 mm) und ist durch die hohe Entwicklung seiner Exsudatorgane davor geschützt, daß er bei seiner relativ bedeutenden Körpergröße die Aufmerksamkeit der Ameisen im feindlichen Sinne erregt[1]. In der Bildung der Beine bekundet sich bei allen drei Gattungen, daß sie auf ihren Wirten umherklettern oder reiten. Gemeinschaftlich ist ihnen in dieser Rücksicht die Entwicklung von Hafthaaren an den Tarsen und die Verlängerung des Basalgliedes der Tarsen. Im übrigen ist der Klettermechanismus auf verschiedene Weise bei den drei Gattungen verwirklicht: bei *Dorylomimus* durch die außerordentliche Schlankheit der Tarsen (Taf. VIII, Fig. 21 und 22) und die gegenseitige Einkrümmbarkeit ihrer Glieder, die namentlich an den Vordertarsen (vgl. Nr. **138**, Taf. XXXI, Fig. 3c) und Mitteltarsen (in vorliegender Arbeit Taf. VIII, Fig. 21) hervortritt; bei *Dorylocratus* durch die Verlängerung des Klauengliedes sämtlicher Tarsen; bei *Dorylonannus* endlich durch die starke Verbreiterung der Hinterschienen und Hintertarsen und die relativ gewaltige Entwicklung der Klauen an letzteren, sowie auch durch die Erweiterung der Vorderschienen und ihre ungewöhnliche Bekleidung mit Hafthaaren. In der Bildung der Beine kommt bei *Dorylonannus* die kletternde Lebensweise in noch höherem Maße zum Ausdruck als bei den zwei andern Gattungen. Daß der kleine Käfer überdies ein echter Gast (Symphile) seiner Wirte ist, wird durch die Fühlerform nahegelegt, welche der kleinsten Arbeiter-

---

[1] Vgl. hierzu auch die Bemerkung oben (S. 268 und 274) über die Verstümmlung der Fühler und Tarsen bei *Acanthonia gigantea.*

form des Wirtes nachgebildet ist. Nähere Beobachtungen wie bei *Dorylomimus Kohli* liegen über seine Lebensweise nicht vor. Auch konnten die Mundteile an dem einzigen Exemplar nicht mikroskopisch untersucht werden. Exsudatgruben sind höchstens angedeutet in den zwei Längsfurchen des Halsschildes und der breiten Seitenrandfurche des Hinterleibs.

Die drei erwähnten Gattungen der *Dorylomimus*-Gruppe lassen sich in keinen bisherigen Tribus der Unterfamilie der Aleocharinen einreihen. Ich gründe deshalb auf sie den Tribus der *Dorylomimini.*

Gemeinschaftliche Merkmale desselben sind:

Kopf frei, lang oval bis kreisförmig oder quer kugelförmig, durch einen sehr kurzen Hals mit dem Prothorax verbunden. Augen groß, vorspringend. Mundregion nicht verlängert. Fühler elfgliedrig, gekniet, mit schaftförmig verlängertem 1. Glied. Halsschild gewölbt, die Seiten bis hinter die Mitte stark verengt, lang oder kurz herzförmig, von der Einschnürungsstelle zur Basis hin wiederum erweitert oder parallel; Seitenrandlinien vollkommen auf die Unterseite herabgebogen bis zu den Vorderhüften. Flügeldecken seitlich gegen die Spitze erweitert, mit vertiefter Naht. Flügel fehlen. Hinterleib stark verdickt, länger bis kürzer eiförmig, oben gewölbt und seitlich gerandet oder muschelförmig ausgehöhlt. Hüften lang, kegelförmig oder flachgedrückt, weit vorragend; Hinterhüften getrennt, Mittelhüften aneinanderstoßend. Schienen mit zwei Enddornen[1]. Tarsen wenigstens zum Teil mit membranösen Hafthaaren; alle Tarsen viergliedrig; Endglied mit zwei einfachen Klauen. Kiefertaster viergliedrig, Lippentaster dreigliedrig, Maxillen breit, Zunge[2] viel länger als breit, Nebenzungen nach innen scheibenförmig erweitert.

Unterscheidende Merkmale der drei Gattungen:

I. *Dorylomimus* Wasm. (1904) (Taf. VIII, Fig. 25, 25*a* und Taf. IX, Fig. 26). — Körperform klein (2—4 mm). Vorderkörper schlank; Kopf nie quer; Halsschild lang herzförmig, länger als breit, von der Einschnürungsstelle zur Basis hin wiederum erweitert. Hinterleib länger oder kürzer eiförmig, stark gewölbt, schmal gerandet. Flügeldecken so lang

[1] Bei *Dorylonannus* sind wegen der Kleinheit des Tieres und der dichten Beborstung der Schienen die Enddornen nicht deutlich zu erkennen ohne mikroskopische Präparation der Beine. Auch die Gestalt der Zunge und Nebenzungen war unter dem Binocular nicht zu sehen. Die betreffenden obigen Angaben gelten daher einstweilen nur für die beiden andern Gattungen mit Sicherheit.

[2] Siehe die Anmerkung 1.

wie breit, die Nahtränder an der Spitze gerundet-abgestutzt, so daß das Mesonotum sichtbar wird. Beine und Fühler sehr dünn und schlank; Fühlerschaft gerade oder fast gerade, wenig länger als der Kopf, Geißel fadenförmig. Vorderhüften durch einen schmalen Kiel der Vorderbrust getrennt. Schenkel und Schienen gerade, mit Ausnahme der sehr schwach gekrümmten Hinterschenkel. An den Tarsen nur das 1. Glied stark verlängert, das Klauenglied kürzer als die beiden vorhergehenden zusammen. Klauen sehr dünn. Äußere Exsudatorgane kaum ausgebildet: am Vorder- und Hinterrand des Halsschildes je zwei sehr schwache Grübchen; Seitenrandfurche des Hinterleibs schmal. Behaarung aus isolierten, gelben (oder weißlichen) Börstchen bestehend, mehr oder weniger dicht auf dem Vorderkörper, auf dem Hinterleib meist in Querreihen geordnet, oft fast ganz fehlend. — Vier Arten bisher bekannt (siehe 6. Kapitel). Typus: *Dorylomimus Kohli* Wasm. (1904).

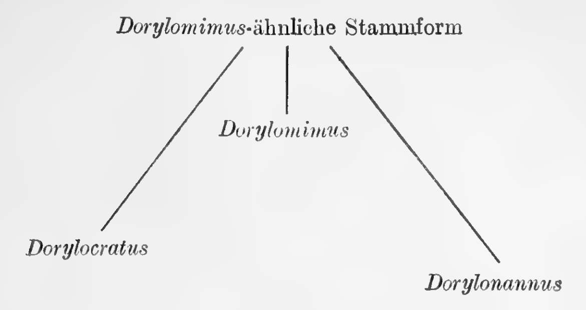
II. *Dorylocratus* Wasm. (Taf. VIII, Fig. 14—20). — Körperform groß (6 mm Rumpflänge). Gestalt gedrungener, Kopf kreisförmig, Halsschild quer herzförmig, Basalteil desselben parallel; Hinterleib breit eiförmig, oben muschelförmig ausgehöhlt. Flügeldecken hinten doppelt so breit wie lang, die Nahtränder an der Spitze gerundet-abgestutzt, so daß das Mesonotum sichtbar wird. Fühler und Beine schlank; Fühlerschaft an der Basis knieförmig gekrümmt, um ein Drittel länger als der Kopf, Geißel fadenförmig. Vorderhüften durch einen breiten Kiel der Vorderbrust weit getrennt. Die Mittel- und Hinterschenkel und -schienen gekrümmt. An allen Tarsen das 1. und 4. Glied verlängert, letzteres (das Klauenglied) wenigstens so lang wie die beiden vorhergehenden zusammen; Klauen kräftiger. Äußere Exsudatorgane stark ausgebildet: zwei runde Exsudatgruben auf dem Hinterkopf, zwei hufeisenförmige Exsudatgruben am Vorderrand des Halsschildes, der ganze Hinterleib ringsum mit weißen membranösen Exsudatbüscheln von dreierlei Form geziert: breite membranöse Endzipfel der aufgebogenen Seitenränder der Segmente, schmale membranöse Zwischenzipfel zwischen denselben und endlich membranöse Kämme, welche von den Seitenzipfeln der Segmente über die ganze Ventralseite ziehen. — Nur eine Art bisher bekannt (oben S. 281): *Dorylocratus rex* Wasm.

III. *Dorylonannus* Wasm. (Taf. VIII, Fig. 24 und 24a). — Körperform sehr klein (1,8 mm). — Gestalt sehr gedrungen, Kopf quer kugelförmig, Halsschild quer herzförmig, Basalteil desselben parallel; Hinterleib kurz eiförmig, stark gewölbt, breit abstehend gerandet. Flügel-

decken quer, die Nahtränder hinten nicht abgestutzt, sondern ganz, das Mesonotum bedeckend. Fühler und Beine dick und relativ kurz. Fühlerschaft gerade, nur so lang wie der Kopf, die Geißel zu einer spindelförmigen Keule verdickt. Vorderhüften nicht getrennt. Vorderschienen gegen die Spitze erweitert, innen dicht mit Hafthaaren besetzt. Hinterschienen und Hintertarsen stark verbreitert, mit sehr stark entwickelten Klauen. Äußere Exsudatorgane schwach ausgebildet: Vorderrand des Halsschildes mit zwei Längsfurchen; zwischen dem aufgebogenen Seitenrand des Hinterleibes und der gewölbten Mittelfäche eine breite Seitenrandfurche. Behaarung aus feinen, zerstreuten gelben Börstchen bestehend. — Nur eine Art bisher bekannt (oben S. 290): *Dorylomimus Lujae* Wasm. (1909).

Stammesgeschichtliche Beziehungen.

Daß zwischen diesen drei Gattungen insofern ein naher stammesgeschichtlicher Zusammenhang besteht, als sie Differenzierungen eines und desselben Stammtypus darstellen, dürfte sicher sein. Ihre Ähnlichkeiten beruhen somit nicht auf Konvergenz, sondern auf unmittelbarer Descendenz. Da ferner unter diesen drei Gattungen *Dorylomimus* die am wenigsten einseitig spezialisierte und zugleich eine sehr variable Form darstellt (siehe im 6. Kapitel die Übersicht der Arten), müssen wir uns den hypothetischen Stammtypus wohl als mit *Dorylomimus* am ähnlichsten vorstellen. Von diesem gehen *Dorylocratus* und *Dorylonannus* nach verschiedenen Richtungen hin aus, *Dorylocratus* durch Vergrößerung der Körpergestalt und Ausbildung vollkommener symphiler Exsudatorgane, *Dorylonannus* durch Verkleinerung der Körpergestalt und Verdickung der Fühler und Hinterbeine. Die den beiden letzteren Gattungen gemeinschaftlichen, von *Dorylomimus* abweichenden Merkmale, wie die breitere Form von Kopf, Halsschild und Flügeldecken, sind daher bloße Konvergenzen, denen anderseits viel bedeutendere Divergenzen gegenüberstehen. Merkwürdig ist, daß bei *Dorylonannus*, wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Verkürzung der Körpergestalt, die Nahtränder der Flügeldecken hinten nicht abgestutzt sind, sondern aneinander schließen (siehe die Gattungstabelle). Wir können uns somit den stammesgeschichtlichen Zusammenhang der drei Gattungen ungefähr nach folgendem Schema vorstellen:



Selbstverständlich dürfen wir nicht annehmen, daß *Dorylomimus Kohli* oder eine andre, heute lebende *Dorylomimus*-Art die »reelle Ahnenform« sei, aus welcher sich einerseits *Dorylocratus rex*, anderseits *Dorylonannus Lujae* entwickelt habe. Ebensowenig ist anzunehmen, daß die beiden letzteren Gattungen aus zwei verschiedenen, heute noch lebenden *Dorylomimus*-Arten hervorgegangen seien und somit unter diesen »heute noch lebende Ahnen« besitzen. Unter den gleichzeitigen rezenten Formen kann wohl die eine Gattung oder Art als »phylogenetisch älter« bezeichnet werden als die andre; erstere kann jedoch nicht als wirkliche Stammform der letzteren angesehen werden, es sei denn, daß es sich bei der ganzen betreffenden Entwicklungsreihe bloß um Varietäten oder Rassen einer und derselben rezenten Art handle wie z. B. bei unsern *Dinarda*-Formen[1]. Die heutigen Gattungen und Arten der *Dorylomimini* stellen verschiedene Entwicklungsrichtungen und Entwicklungsstufen eines und desselben Grundtypus dar, von dem wir nur sagen können, daß er wahrscheinlich mit *Dorylomimus* relativ am ähnlichsten war und bei seiner weiteren Differenzierung in die heutigen drei Gattungen und deren Arten sich spaltete auf Grund der biologischen Anpassungsverhältnisse. Dabei gelangte nur ein Zweig, der in dem heutigen *Dorylocratus rex* endigt, bis zur höchsten Stufe der Symphilie, während andre Zweige zurückblieben (unsre *Dorylomimus*-Arten) oder Seitenwege einschlugen (*Dorylonannus*). »Übergangsformen« von *Dorylomimus* zu *Dorylocratus* sind bisher unter den heutigen Arten ebensowenig bekannt wie solche zwischen *Dorylomimus* und *Dorylonannus*. Die drei Gattungen sind vielmehr durch eine ziemlich weite Kluft getrennt. Eine noch größere Kluft besteht zwischen *Dorylomimus* und andern Gattungen der *Aleocharinae*. Woher die hypothetische Stammform der *Dorylomimini* abzuleiten ist, läßt

[1] Vgl. hierzu Nr. 154 »Beispiele rezenter Artenbildung« usw., und Nr. 170, »Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen«.

sich einstweilen kaum vermutungsweise angeben. Vielleicht ging sie aus einer mit *Calodera* Mannerh. oder mit *Ocalea* Er. verwandten, selbständig lebenden Aleocharinengattung der Tertiärzeit durch Anpassung an die dorylophile Lebensweise — und zwar in der Richtung des Mimikrytypus — hervor.

6. Übersicht über die *Dorylomimus*-Arten.

(Hierzu Taf. VIII, Fig. 25, 25*a* und Taf. IX, Fig. 26.)

So leicht die drei Gattungen der *Dorylomimini* zu unterscheiden sind, so schwierig ist die Trennung der Arten innerhalb der Gattung *Dorylomimus* wegen der großen Variabilität dieses Formentypus. Nach dem Vergleich von etwa 70 Exemplaren (unter dem Binocularmikroskop), die von drei verschiedenen *Anomma*-Arten am oberen Kongo und in Kamerun herkommen, glaube ich folgende vier Arten aufstellen zu können:

Dichotomische Übersicht.

[Bezüglich der gemeinschaftlichen Merkmale, z. B. der hinter der Einschnürungsstelle zur Basis hin wiederum erweiterten (divergierenden) Seiten des Halsschildes usw. verweise ich auf die im 5. Kapitel gegebene Charakteristik des Tribus der *Dorylomimini* und der Gattung *Dorylomimus* (oben S. 292 ff.).

Die Färbung sämtlicher Arten ist heller oder dunkler rotgelb (auch an Fühlern und Beinen), der Kopf wenigstens vorne dunkler rotbraun bis pechbraun (nur bei *D. laticeps* oft nicht), der Hinterleib oben pechbraun bis schwarz, mit hellerer, gelbbrauner oder rotbrauner Ventralseite (nur bei *D. brevicornis* einfarbig dunkel).]

a. Kopf samt den Augen etwas schmaler oder höchstens so breit wie der Vorderrand des Halsschildes, lang oval, doppelt so lang wie breit. Augen kleiner, weniger stark gewölbt vorspringend (daher die schmalere Form des Kopfes). Schläfen hinter den Augen so lang oder etwas länger als die Augen. Skulptur des Vorderkörpers sehr fein lederartig, daher nur schwach glänzend. Halsschild stets bedeutend länger als breit, vorne erheblich breiter als am Hinterrand. Halsschildform und Behaarung sehr variabel (siehe die Formen *vestitus* und *nudus*). 2,3—4 mm. — Bei *Anomma Wilverthi* Em., oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville), P. Herm. Kohl! 1902—1914:

1. *Dorylomimus Kohli* Wasm. 1904 (Nr. **138**).

Die beiden extremen Variabilitätsgrenzen bilden folgende Formen:

a. Halsschild kürzer, weniger tief eingeschnürt, die äußersten Hinterecken desselben mit einem sehr kleinen Zähnchen, die Mitte der Basis flach gewölbt. Vorderkörper mit kurzen gelben Börstchen ziemlich dicht besetzt, Hinterleibsbehaarung aus Querreihen längerer gelber Börstchen an den dorsalen, lateralen und ventralen Segmenträndern bestehend. Obere Größengrenze 3,8 mm:

D. Kohli, Form *vestitus* (Taf. VIII, Fig. 25 und 25*a*).

a'. Halsschild länger, tiefer eingeschnürt, die äußersten Hinterecken abgestumpft, die Mitte der Basis gekielt. Behaarung des Körpers schwächer, oft fast ganz fehlend, wenigstens auf dem Hinterleibe. Obere Größengrenze 4 mm:

D. Kohli, Form *nudus* (Taf. IX, Fig. 26).

a'. Kopf samt den Augen merklich breiter als der Vorderrand des Halsschildes, höchstens um die Hälfte länger als breit oder noch kürzer. Augen größer und stärker gewölbt vorspringend. Schläfen kürzer als die Augen. Skulptur des Vorderkörpers meist glatter, fein punktiert (erst bei etwa 30facher Vergrößerung schwach chagriniert), daher glänzender[1]. Behaarung je nach den Arten verschieden . . . . b

b. Fühler schlanker, von mehr als halber Körperlänge, nur das vorletzte Glied schwach quer (wie bei *D. Kohli*). Kopf um die Hälfte länger als breit oder kürzer. Halsschild länger, stark eingeschnürt, der Hinterrand viel schmaler als der Vorderrand. Ventralseite des Hinterleibs stets bedeutend heller als die Dorsalseite (wie bei *D. Kohli*). Behaarung des Hinterleibes niemals lang und weißlich c

b'. Fühler kürzer, nur von halber Körperlänge, die drei oder vier vorletzten Glieder quer. Kopf um ein Drittel länger als breit. Halsschild kürzer, nur wenig länger als breit, schwach eingeschnürt, der Hinterrand fast ebenso breit wie der Vorderrand. Hinterleib einfarbig schwarz oder schwarzbraun, die Ventralseite höchstens an der Basis ein wenig heller. Behaarung des Vorderkörpers kurz, auf dem Hinterleib lang und weißlich (an den Segmenträndern gegen die Spitze des Hinterleibes ungefähr doppelt so lang als bei den andern Arten). 2,5—3 mm. — Bei *Anomma Burmeisteri*

[1] Manchmal wird durch die dichtere Behaarung der Glanz vermindert oder verdeckt.

rubella Sav., oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville), P. HERM. KOHL! 1910: . . . . . 2. *Dorylomimus brevicornis* n. sp.

c. Kopf um die Hälfte länger als breit, dreieckig-oval wegen der stark vorspringenden Augen, meist wenig dunkler als das Halsschild gefärbt. Skulptur feiner, meist stärker glänzend[1]. Behaarung sehr kurz und fein, auf dem Hinterleibe nicht bloß reihenweise an den Segmenträndern, sondern auch auf der Scheibe der Segmente, oft aber fast ganz fehlend. 2,2—3,5 mm. — Bei *Anomma Burmeisteri rubella* Sav., oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville), P. HERM. KOHL! 1910—1914; ferner bei *Anomma Sjöstedti* Em., Kamerun (Groß-Batanga), GEO SCHWAB! 16. Juni 1911[2]: . . . . 3. *Dorylomimus laticeps* n. sp.

Ein Exemplar von St. Gabriel (bei *A. rubella*) nähert sich durch längere Behaarung und die queren drei vorletzten Fühlerglieder dem *D. brevicornis*, während Halsschildbildung, Kopfform usw. dem *laticeps* entsprechen. 2,5 mm. Ich bezeichne diese Form einstweilen als . . . . *D. laticeps* var. *anceps* n. var.

c′. Kopf kaum länger als breit, rundlich oval, viel dunkler als das Halsschild gefärbt, mit schwärzlicher Vorderhälfte. Skulptur des Vorderkörpers etwas gröber und daher weniger glänzend. Behaarung länger und gröber, besonders auf dem Hinterleib, wo längere gelbe Börstchen an den Rändern der Segmente und außerdem zahlreiche kürzere gelbe Härchen auf der ganzen Dorsal- und Ventralseite stehen. 2—2,2 mm. — Bei *Anomma Burmeisteri rubella* Sav. (nur drei Exemplare), oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville), P. HERM. KOHL! Juli 1910:
4. *Dorylomimus breviceps* n. sp.

Bemerkungen zu den einzelnen Arten.

Zu *Dorylomimus Kohli*. — Diese Art ist der *Anomma Wilverthi* eigentümlich, und zwar die einzige bei dieser Treiberameise bisher gefundene Art, die jedoch in ihren Heereszügen nach den Funden von P. KOHL bei St. Gabriel recht häufig zu sein scheint. Ihre große Variabilität, die in den extremen Formen *vestitus* und *nudus* zum Ausdruck kommt, war mir schon früher aufgefallen. Bereits unter den als »Typen« in meiner Sammlung steckenden Exemplaren von 1902

[1] Es kommen aber auch mattere Exemplare vor.

[2] Von diesem Fundort lag nur ein Exemplar vor, mit etwas dunklerem und kürzerem Kopf als bei dem typischen *laticeps* von *Anomma Wilverthi*; ich glaube jedoch auf dasselbe keine eigene Varietät gründen zu dürfen.

finden sich beide Formen auf derselben Nadel, in demselben Zuge gefangen. Auch späterhin wurden beide Formen meist beisammen gefunden und zwar mit mannigfaltigen Übergängen, z. B. behaarte Exemplare mit der Halsschildform des *nudus* und umgekehrt. In manchen Fällen ist die schwächere Behaarung, besonders des Vorderkörpers, wohl auf zufällige Abreibung zurückzuführen, in andern jedoch nicht, namentlich nicht der borstenlose Hinterleib. Geschlechtsunterschiede sind es sicher nicht; denn obwohl äußere Sexualcharaktere zu fehlen scheinen, sind doch die ♂♂ durch schmaleren Hinterleib und geringere Größe meist kenntlich. Die Behaarung des Vorderkörpers ist meist bei den mutmaßlichen ♂♂ etwas dichter und länger als bei den ♀♀. — Diese letztere Bemerkung gilt auch für die folgenden Arten.

Zu *Dorylomimus laticeps*. — Diese Art ist mit *Kohli* am ähnlichsten, aber durch den viel breiteren, dreieckig ovalen Kopf von ihr gut verschieden. Die Augengröße und die durch sie bedingte Kopfbreite scheinen ein wirklich konstantes Merkmal zu sein, wozu noch die sekundären Unterschiede in der Skulptur des Vorderkörpers und der Färbung des Kopfes kommen. Oft — aber nicht immer — ist auch der Fühlerschaft ein wenig deutlicher gebogen als bei *Kohli*. Die Halsschildform variiert innerhalb der angegebenen Grenzen ziemlich stark, ähnlich wie bei *Kohli* (oben S. 297). Bei besonders tiefer Einschnürung der Seiten ist die Mitte des Basalteils gekielt, bei schwächerer flach gewölbt. — *D. laticeps* scheint die häufigste Art unter den bei *Anomma Burmeisteri rubella* bei St. Gabriel lebenden *Dorylomimus* zu sein, indem sie in sechs verschiedenen Zügen jener Ameise gefangen wurde, und zwar darunter fünfmal allein, nur einmal mit *brevicornis*, *breviceps* und der var. *anceps* des *laticeps* zusammen[1].

Zu *Dorylomimus brevicornis*. — Durch die kürzeren Fühler mit den stärker verbreiterten drei bis vier vorletzten Gliedern, den einfarbigen Hinterleib und die an reinen Stücken lange, weißliche Behaarung des Hinterleibes von den übrigen Arten gut verschieden. Sie wurde in drei Zügen von *Anomma Burmeisteri rubella* gefangen, darunter nur einmal in einem Zuge, der auch die andern Arten (*laticeps*, *breviceps* und die var. *anceps* des *laticeps*) enthielt[2].

Zu *Dorylomimus breviceps*. — Diese durch ihren sehr kurzen, dunklen

[1] Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß in diesem Fanggläschen zufällig Material aus verschiedenen Zügen der Wirtsameise zusammengetan wurde, da es der einzige unter neun Zügen von *A. rubella* war, wo mehrere *Dorylomimus*-Arten (ohne Datum) beisammen sich fanden, sonst immer nur eine Art, aber meist in mehreren Exemplaren (z. B. sieben *D. laticeps* 20. VIII. 1910).

[2] Es ist dies das nämliche Fanggläschen, auf welches die Anm. 1 sich bezieht.

Kopf und die gröbere gelbe Behaarung kenntliche Art ist die kleinste der bekannten *Dorylomimus*-Arten. Die beiden typischen Exemplare wurden in einem Zuge von *Anomma Burmeisteri rubella* ohne die andern Arten gefangen, das dritte (mit etwas feinerer Behaarung und schwächer angedunkeltem Kopf, das ich jedoch nicht von dieser Art trennen kann) in jenem andern Zuge derselben Treiberameise, der auch — wenigstens nach dem Fanggläschen — noch die andern Arten (*D. laticeps* in Mehrzahl, eine var. *anceps* und zwei *D. brevicornis*) enthielt[1].

Schlußbemerkung. — Es ist auffallend, daß von P. Kohl bei der häufigsten *Anomma*-Art in der Umgebung von St. Gabriel bei Stanleyville, nämlich bei *A. Wilverthi*, in deren zahlreichen Zügen stets nur eine *Dorylomimus*-Art, *D. Kohli*, diese aber individuenreich und in großer Variabilität gefunden wurde, während die drei übrigen Arten aus derselben Gegend nur bei der daselbst entschieden selteneren *Anomma Burmeisteri rubella* angetroffen wurden. (Ein Exemplar von *D. laticeps* lag auch von *A. Sjöstedti* aus Kamerun vor; siehe oben S. 298 und Anm. 2.) Auffallend ist ferner, daß unter neun Fanggläschen, welche Material aus Zügen von *A. rubella* mit *Dorylomimus* enthielten, acht Gläschen nur je eine *Dorylomimus*-Art aufwiesen (fünf nur *D. laticeps*, zwei nur *brevicornis*, eins nur *breviceps*), während bloß in einem Gläschen diese Arten beisammen waren[1], so daß in diesem Falle Zweifel besteht, ob das Material wirklich aus einem und demselben Zuge der Wirtsameise stammte[2]. Wenn wir somit von dem letzteren Funde absehen, scheinen die *Dorylomimus*-Funde von P. Kohl folgende Erklärung nahezulegen:

Bei *A. Wilverthi*, der daselbst häufigsten Wirtsart, findet auch eine häufigere Kreuzung der *Dorylomimus* verschiedener Züge (Kolonien) statt, woraus als Ergebnis nur eine einzige, aber sehr variable *Dorylomimus*-Art, nämlich *D. Kohli*, sich herausbildete. Bei der selteneren Wirtsart[3], *A. Burmeisteri rubella*, dagegen kann eine Kreuzung

---

[1] Es ist dasselbe Fanggläschen, auf welches sich Anm. 1 und 2 auf S. 299 beziehen.

[2] Zumal P. Kohl sich zur Hilfe beim Sammeln auch eines dafür sehr geschickten Negers bediente!

[3] Emery 1910 (Genera Insectorum von Wytsman, Fasc. 102, S. 12) stellt *Anomma Burmeisteri* Shuck. als Subspecies (Rasse) zu *A. nigricans* Ill.; ebenso auch *A. Sjöstedti* Em. *A. Wilverthi* Em. führt er als eigene Art auf. Da jedoch zwischen *Sjöstedti* und *Wilverthi* Zwischenformen vorkommen (var. *Sjöstedti-Wilverthi* Wasm., siehe unten S. 305), ist vielleicht auch *Wilverthi* nur als Subspecies von *nigricans* Ill. zu betrachten.

zwischen verschiedenen »Stämmen« von *Dorylomimus* nicht leicht stattfinden. Durch diese Isolierung wird aber die Spezialisierung bestimmter Anpassungsformen gewahrt und dadurch die Bildung »neuer Arten« begünstigt, so daß wir bei dieser Wirtsameise drei *Dorylomimus*-Arten, und zwar gewöhnlich auf verschiedene Wirtskolonien (Züge) verteilt, antreffen. Diese Erklärung ist selbstverständlich einstweilen nur hypothetisch und bedarf der Bestätigung durch weitere Beobachtungen.

Daß *Dorylomimus Kohli* ein »Jagdgast« von *Anomma Wilverthi* ist, geht auch aus neuern Fundortsnotizen P. Kohls wiederum hervor, die in den betreffenden Gläschen sich finden; z. B.: 20. Oktober 1909: »Ameisen von der Jagd zurückkehrend« (ein *Dorylomimus* dabei); 23. Oktober 1909, wiederum dieselbe Notiz; hier begleiteten fünf *Dorylomimus* die mit Jagdbeute heimkehrenden Ameisen. Anderseits wurde er aber auch am 13. November 1909 beim Bruttransport seiner Wirtsameise gefangen. Es ist übrigens selbstverständlich, daß auch die Jagdgäste von *Dorylomimus* ihre Wirte begleiten, wenn dieselben von einem temporären Neste zu einem andern übersiedeln.

7. *Dorylobactrus*, eine neue Aleocharinengattung des Mimikrytypus und ihre Beziehungen zu *Dorylostethus* und *Mimanomma*.

(Hierzu Taf. IX, Fig. 27 und 28.)

Die zum Mimikrytypus der dorylophilen Staphyliniden (vgl. Nr. **164**, S. 52f.) gehörige Gattung *Dorylostethus* wurde 1898 von Brauns auf *Dorylostethus Wasmanni* Brauns[1] gegründet. Nach meiner damaligen Untersuchung der Type ist die Gattung systematisch zu den *Myrmedoniini* in die Nähe von *Apteranillus* Fairm. zu stellen. 1900 (Nr. **114**, S. 266 [52 Separ.] und Taf. XIV, Fig. 20) beschrieb ich eine zweite Art dieser Gattung als *Dorylostethus Raffrayi* Wasm., die ebenfalls bei dem unterirdisch lebenden *Dorylus helvolus* L. von Dr. Brauns gefunden wurde, aber nicht die blasse Hypogäenfärbung der vorigen Art besitzt. 1912 (Nr. **194**) folgte die Beschreibung der höchst merkwürdigen, den extremsten Mimikrytypus bildenden Gattung *Mimanomma* Wasm., deren einzige Art (*M. spectrum* Wasm., s. Taf. IX, Fig. 27) bei der oberirdisch wandernden Treiberameise *Anomma Sjöstedti* Em. von Geo Schwab in Kamerun 1911 entdeckt worden war. Auf diese Gattung mußte ich daselbst wegen des völlig freien Meso- und Metanotums und der Umwandlung der zwei ersten Hinterleibs-

[1] Ein neuer Dorylidengast des Mimikrytypus (Wien. Entomol. Ztg. XVII. 7. und 8. Heft. S. 224—227. Mit Textfigur).

glieder in ein zweigliedriges Stielchen die Unterfamilie der *Mimanommatinae* (Nr. **194**, S. 478) gründen. Damals schon (S. 477) wies ich aus der Bildung der Mundteile und Tarsen von *Mimanomma* nach, daß diese Gattung aus der Unterfamilie der Aleocharinae hervorgegangen sei und ihren Ausgangspunkt wahrscheinlich in einer mit *Dorylostethus* verwandten Gattung gehabt habe.

Eine interessante Bestätigung dieser Ableitung von *Mimanomma* liefert eine neue, mit *Dorylostethus* ähnliche Gattung (*Dorylobactrus* n. gen. *Schwabi* n. sp. [Taf. IX, Fig. 28]), welche von Geo Schwab 1912 gleichfalls in den Zügen einer oberirdisch lebenden Treiberameise (*Anomma Sjöstedti-Wilverthi*) gefangen wurde. Die neue Gattung gleicht in Gestalt von Kopf und Halsschild, von Fühlern und Beinen (mit Ausnahme der Tarsengliederzahl) mehr *Mimanomma*, in der Gestalt von Flügeldecken und Hinterleib dagegen mehr *Dorylostethus*, ist jedoch in manchen Merkmalen primitiver, d. h. minder einseitig spezialisiert als beide.

Ich gebe zuerst eine vergleichende Übersicht der drei Gattungen und ihrer Arten, dann die nähere Beschreibung von *Dorylobactrus Schwabi* n. sp. und schließlich einige Andeutungen über die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen jener drei Gattungen.

Dichotomische Übersicht der Gattungen *Mimanomma, Dorylobactrus* und *Dorylostethus* und ihrer Arten[1].

a. Vorderkörper sehr langgestreckt stabförmig. Kopf und Halsschild wenigstens viermal so lang wie breit. Meso- und Metanotum völlig frei, ohne Spur von Flügeldecken. Hinterleib stark gewölbt, geschlossen eiförmig, viergliedrig, durch einen langen zweigliedrigen Stiel (die ursprünglichen zwei ersten Hinterleibsglieder) mit dem Thorax verbunden. Augen fehlen vollständig. Fühler kürzer als der Kopf, mit viergliedriger, allmählich verdickter Keule; Endglied nicht länger als das vorletzte. Beine kurz; Schenkel nicht keulenförmig erweitert, ungezähnt; sämtliche Tarsen viergliedrig mit stark verlängertem Klauenglied:

Mimanomma Wasm. (1912).

Einzige Art: *M. spectrum* Wasm. (Nr. **194**), bei *Anomma Sjöstedti* Em., Groß-Batanga, Kamerun (G. Schwab ! 1911). Rot, mit schwarzem Hinterleib, 3—3,8 mm (Taf. IX, Fig. 27).

[1] Gemeinsam sind allen drei Gattungen die sehr schmale, ameisenähnliche Körperform und die einem kleinen ♀ von *Dorylus* ähnlichen, mit einem dicken Schafte versehenen Fühler (passive und aktive Tastmimikry).

a'. Vorderkörper mäßig langgestreckt. Kopf und Halsschild nur doppelt so lang wie breit. Meso- und Metanotum normal, von den Flügeldecken bedeckt. Hinterleib kurzgestielt, sechsgliedrig[1]. Große, gewölbte Netzaugen vorhanden. Fühler bedeutend länger als der Kopf; Endglied viel länger als das vorletzte. Vordertarsen viergliedrig, Mittel- und Hintertarsen fünfgliedrig . . . . . . b

b. Körper fast stabförmig. Kopf und Halsschild lang walzenförmig, kaum merklich in der Mitte verengt. Fühler um die Hälfte länger als der Kopf, mit allmählich verdickter, viergliedriger Keule; Endglied derselben nur doppelt so lang wie das vorletzte. Halsschild ohne Quernaht in der Mitte. Flügeldecken nur wenig breiter als das Halsschild, ohne Nahtvertiefung und ohne Schultereindruck. Hinterleib wenig breiter als die Flügeldecken, flach walzenförmig, breit und tief gerandet, stark quergeringelt. Beine kurz; Vorderschenkel nicht keulenförmig verdickt und ohne Zahn an der Innenseite; Klauenglied aller Tarsen stark verlängert, das 1. Glied der Hintertarsen nur schwach verlängert:
Dorylobactrus n. gen.[2].

Einzige Art: *D. Schwabi* n. sp., bei *Anomma Sjöstedti* Em. var. *Sjöstedti-Wilverthi* Wasm., Groß-Batanga, Kamerun (Geo Schwab! 11. Juli 1912). Dunkel pechbraun, 2,5 mm (Taf. IX, Fig. 28). Nähere Beschreibung folgt unten.

b'. Weniger stark stabförmig. Kopf hinter den Augen quer eingeschnürt. Fühler doppelt so lang wie der Kopf, mit plötzlich stark verdickter, zweigliedriger Keule; Endglied derselben stark verlängert und verdickt, wenigstens viermal so lang wie das vorletzte. Halsschild in der Mitte eingeschnürt, mit einer vertieften Quernaht. Flügeldecken doppelt so breit wie das Halsschild, mit Schultereindruck und mehr oder weniger vertiefter Naht. Hinterleib bedeutend breiter als die Flügeldecken, spitz eiförmig, gewölbt, schmal und fein gerandet. Beine länger; Vorderschenkel keulenförmig verdickt und mit einem Zahn in der Mitte des Innenrandes; Klauenglied der Tarsen nur schwach verlängert; 1. Glied der Hintertarsen stark verlängert:
Dorylostethus Brauns (1898).

Die beiden bisher bekannten Arten sind folgendermaßen zu unterscheiden:

---

[1] Ich rechne selbstverständlich hier nur die frei sichtbaren Segmente.
[2] *βάκτρον*, der Stab.

a. Größer (3 mm), rotgelb, durchscheinend, Netzaugen nicht pigmentiert. Quernaht des Halsschildes ohne Mittelgrube. Flügeldecken kaum länger als breit, Naht nur schwach vertieft Schultergrübchen seicht: *Dorylostethus Wasmanni* Brauns (1898), bei *Dorylus helvolus* L., Port Elizabeth, Kapkolonie (H. Brauns ! 1898).

a'. Kleiner (2 mm), glänzend pechschwarz, Netzaugen pigmentiert. Quernaht des Halsschildes mit einer Mittelgrube. Flügeldecken um die Hälfte länger als breit, Naht stark vertieft, Schultergrube tiefer, bis zur Mitte der Scheibe reichend: *D. Raffrayi* Wasm. (1900), bei *Dorylus helvolus* L., Kroonstad, Oranje-Freistaat (H. Brauns ! 5. September 1898).

Dorylobactrus Schwabi n. sp.

(Taf. IX, Fig. 28.)

Piceus, elongatus, convexus, subparallelus, corpore antico opaco, abdomine nitido. Caput, prothorax et elytra densissime et subtilissime alutacea. Caput liberum, latitudine duplo longius, cylindricum, post oculos haud constrictum, fronte deplanata et breviter sulcata. Oculi magni, convexi, prope os siti. Antennae 11-articulatae, capite sesqui longiores, crassae, geniculatae, apice sensim clavato. Prothorax capitis longitudine et latitudine, cylindricus, margine antico recto, postico vix convexo, pone medium vix constrictus, sine ulla sutura transversali. Elytra thorace vix longiora et sesqui latiora, cylindrica, humeris et angulis posticis rotundatis, margine postico emarginato, humeris et sutura haud impressis. Abdomen elytris sesqui latius, cylindrico-ovatum, breviter petiolatum, late et profunde marginatum, segmentis 6 liberis; supra paulo tantum convexum, sed segmenta singula 4 prima convexa, et proinde quasi annulatum. Pedes breves, tarsi antici 4-, medii et postici 5-articulati, articulo ultimo tarsorum omnium elongato, art. 1° posteriorum vix elongato. Totum corpus pilis albis sparsim vestitum, etiam femora albopilosa. Long. corporis 2,5 mm, latitudo vix 0,5 mm.

An den Fühlern ist das 1. Glied schaftförmig verlängert, gegen die Spitze verdickt, halb so lang wie der Kopf; das 2. Glied um die Hälfte länger als breit, das 3. kaum länger als breit, das 4.—7. quadratisch, das 8.—10. allmählich stärker quer, das 11. kurz eiförmig, so lang wie die zwei vorhergehenden zusammen; die Keule ist also viergliedrig, allmählich verdickt bis zum 10. Glied. Die Mundteile konnte ich an dem einzigen Exemplar nicht mikroskopsich untersuchen.

Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers. Nur ein Exemplar lag vor, im Zug einer *Anomma* gefangen, deren Arbeiterinnen einen Übergang bilden von *Sjöstedti* Em. zu *Wilverthi* Em. Der Kopf ist mit Ausnahme des Clypeus und des untersten Teiles der Stirn viel stärker glänzend als bei *Sjöstedti*, aber anderseits deutlicher fein punktiert als bei *Wilverthi*; gegen den Clypeus hin wird die Skulptur matt wie bei *Sjöstedti*. Die Seiten des Kopfes sind fast geradlinig nach hinten verengt, die Hinterecken desselben bei Arbeiterinnen derselben mittleren Größe teils einfach spitzwinklig wie bei *Sjöstedti*, teils gehörnt vorgezogen wie bei *Wilverthi*. Ich glaube daher diese Form (nach Forels Vorgang) als *Anomma Sjöstedti* Em. var. *Sjöstedti-Wilverthi* bezeichnen zu sollen.

Die Gattungsmerkmale von *Dorylobactrus* sind in der dichotomischen Tabelle bereits hinreichend hervorgehoben. Es erübrigt nur noch, einige Vergleichspunkte mit den beiden andern Gattungen zu erwähnen, welche von phylogenetischer Bedeutung zu sein scheinen. Auf einen Vergleich mit *Dorylobius* Raffr. und *Dorylocerus* Wasm. brauche ich nicht einzugehen, da keine nähere Verwandtschaft derselben zu *Dorylobactrus* besteht (vgl. Nr. **138**, S. 627).

Die stammesgeschichtlichen Beziehungen von *Dorylobactrus* zu *Dorylostethus* und *Mimanomma*.

Dorylobactrus steht in mancher Beziehung gleichsam in der Mitte zwischen den beiden andern Gattungen, indem der stabförmige Vorderkörper, namentlich die Walzenform von Kopf und Halsschild mehr an *Mimanomma* erinnert (vgl. die Fig. 27 und 28 auf Taf. IX), der Hinterleib dagegen durch seine Gliederzahl mehr an *Dorylostethus*. Ähnliches zeigt sich auch an den Fühlern und Beinen. Die Fühler sind länger als bei *Mimanomma* und haben ein doppelt so langes Endglied als bei letzterem, aber kürzer als bei *Dorylostethus* und mit kaum halb so langem Endglied. Die Beine stehen in ihrer Gestalt, den nicht verdickten und unten ungezähnten Schenkeln und der Verlängerung des Klauengliedes näher jenen von *Mimanomma*, während die Zahl der Tarsenglieder jener von *Dorylostethus* entspricht.

Diese Mittelstellung von *Dorylobactrus* ist jedoch keineswegs derartig, daß die neue Gattung in vergleichend-morphologischer Beziehung ein »Übergangsglied« von *Dorylostethus* zu *Mimanomma* darstellte. Bei näherer Betrachtung zeigt sich vielmehr, daß sie in wichtigen Merkmalen minder spezialisiert und daher »primitiver« ist als beide. Wenn man die Form des Vorderkörpers von *Dorylobactrus* als Ausgangspunkt nimmt, so entfernt sich *Mimanomma* von ihr durch viel

stärkere Verlängerung von Kopf und Prothorax, *Dorylostethus* dagegen durch die Quereinschnürung dieser beiden Körperabschnitte. Namentlich die Quernaht des Halsschildes von *Dorylostethus* ist ein Merkmal, das auf eine höhere Spezialisierung der Anpassung (Nachahmung der Thoraxform der Ameise) hinweist, als sie bei *Dorylobactrus* vorhanden ist. In der Fühlerbildung weicht *Mimanomma* von *Dorylobactrus* ab durch Verkürzung dieser Organe und insbesondere ihres Endgliedes, *Dorylostethus* umgekehrt durch Verlängerung derselben und insbesondere ihres Endgliedes. In der Bildung der Beine weicht *Mimanomma* durch Reduktion der Tarsenglieder von *Dorylobactrus* ab, *Dorylostethus* dagegen durch Verlängerung der Beine und Verdickung und Zähnung der Vorderschenkel. Wengleich bei *Dorylobactrus* die Form der Fühler und Beine mit *Mimanomma* ähnlicher ist als mit *Dorylostethus*, so ist sie doch primitiver als bei beiden[1].

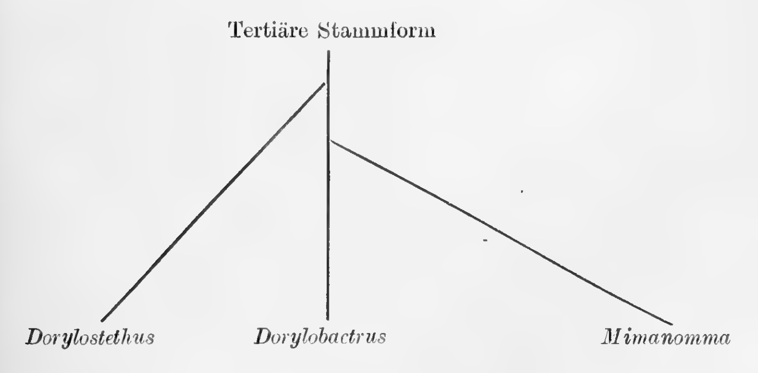
In der Umbildung des Mittelkörpers und der Gliederung des Hinterleibes ist *Dorylobactrus* jedenfalls kein »Mittelglied« zwischen *Dorylostethus* und *Mimanomma*; denn letztere Gattung weicht hierin von den beiden andern im wesentlichen gleich weit und zwar ganz extrem ab. Bei *Mimanomma* ist das Meso- und Metanotum vollkommen frei, Flügeldecken fehlen gänzlich; die ursprünglichen Abdominalsegmente haben sich in einen langen zweigliedrigen Hinterleibsstiel und einen geschlossen eiförmigen viergliedrigen eigentlichen Hinterleib differenziert. Bei *Dorylobactrus* und *Dorylostethus* dagegen sind Meso- und Metanotum in normaler Weise von Flügeldecken bedeckt, und der kurzgestielte Hinterleib weist sechs freie Dorsalsegmente auf. *Mimanomma* ist somit in der Mimikryrichtung (Nachahmung der Körperform einer Ameise) unvergleichlich weiter entwickelt als jene beiden andern Genera.

Betrachtet man die Form des Hinterleibes von *Dorylobactrus* näher, so findet man jedoch auch hier ebenso wie in der Form des Vorderkörpers einen primitiveren Charakter nicht bloß im Vergleich zu *Mimanomma*, sondern auch zu *Dorylostethus*. Bei letzterer Gattung ist der Hinterleib von geschlossen eiförmiger Gestalt, nicht bloß unten, sondern auch oben gleichmäßig gewölbt und nur fein gerandet, während *Dorylobactrus* einen durch die Querwölbung der vier ersten einzelnen Segmente gleichsam geringelten Hinterleib besitzt, der überdies mit einem breiten,

[1] Membranöse Hafthaare konnte ich an den Tarsen dieser drei Gattungen nicht finden. Die stärkere Entwicklung des Klauengliedes scheint dieselben zu ersetzen. Über die eigentümlichen Haftpolster an den Tarsen und Schienen von *Mimanomma* siehe oben S. 289 und Taf. VIII, Fig. 23.

tief abgesetzten Seitenrande versehen ist. Aus dieser Hinterleibsform läßt sich nun einerseits jene von *Dorylostethus* ableiten durch engere Verbindung der Segmente untereinander und gleichmäßige Wölbung des gesamten Hinterleibsprofils, anderseits aber auch jene von *Mimanomma* durch Abtrennung der vordersten zwei Segmente von den übrigen (zweigliedriger Hinterleibsstiel) und engeren Zusammenschluß der vier letzten Segmente zu einem eiförmig gewölbten Ameisenhinterleib, dessen erstes Glied am längsten ist.

Dorylobactrus stellt also, vergleichend-morphologisch betrachtet, kein Bindeglied zwischen *Dorylostethus* und *Mimanomma* dar, sondern eine entschieden primitivere Form als beide. Das neue Genus deutet uns somit eine Entwicklungsstufe an, welche die beiden andern Gattungen wahrscheinlich stammesgeschichtlich durchlaufen haben, und von welcher sie dann in verschiedenen Richtungen abwichen. Selbstverständlich kann die rezente Gattung *Dorylobactrus* nicht als »gemeinsame Stammform« der beiden andern rezenten Gattungen in Betracht kommen; alle drei Genera stellen vielmehr die Endpunkte verschiedener, ähnlicher Entwicklungsrichtungen dar, welche vielleicht von einer gemeinsamen Stammform am Ende des Tertiärs ihren Ausgang genommen haben, aber in der Weiterentwicklung ihres dorylophilen Mimikrytypus sich voneinander abzweigten. Im Stammbaum der heutigen Aleocharinenformen steht *Dorylobactrus* der mutmaßlichen Stammform der beiden andern Gattungen wegen seines primitiveren Charakters wohl näher als eine von diesen beiden. Wir können uns deshalb die hypothetische Stammesentwicklung der drei Gattungen durch folgendes Schema veranschaulichen, das ihren Verwandtschaftsbeziehungen gerecht zu werden sucht:



In bezug auf die Entwicklung der Mimikry der dorylophilen Aleocharinen (Nr. **164**, S. 52 ff.), die als Tastmimikry auf passive und aktive

Täuschung des Fühlertastsinnes der blinden Wirte berechnet ist[1], stellt *Mimanomma* ein ganz exzessives, hypertelisches Extrem dar, das von keinem andern Vertreter des Mimikrytypus erreicht wird (Nr. **194**, besonders S. 481); dieser Kurzflügler hat eine ganz übertriebene, übermäßig in die Länge gezogene Ameisengestalt (Taf. IX, Fig. 27). Die lebhaft rote Symphilenfärbung seines Körpers (mit Ausnahme des Hinterleibes) legt die Vermutung nahe, daß er auf Grund seiner Mimikry zugleich auch ein echter Gast (Symphile) seiner Wirte geworden ist. Bei *Dorylostethus* ist die Kopierung der wirklichen Körperumrisse der gleichgroßen Arbeiterform von *Dorylus* trotz der vorhandenen Flügeldecken getreuer als bei *Mimanomma* und auch in seinem Verhalten gleicht *Dorylostethus Wasmanni* nach den Beobachtungen von Dr. Brauns (1898) ganz täuschend den kleinsten Arbeiterinnen seiner Wirtsameise. Bei *Dorylobactrus* ist die Mimikry entschieden minder vollkommen als bei *Dorylostethus*, wie namentlich aus der Bildung des Halsschildes und des Hinterleibes hervorgeht.

8. *Eupygostenus*, eine neue Gattung des Trutztypus der Pygosteninae.

(Hierzu Taf. IX, Fig. 29.)

Der von Fauvel in der Revue d'Entomologie 1899 p. 5 aufgestellte Tribus der *Pygostenini* scheint mir den Wert einer Unterfamilie zu besitzen, da er weder unter die Aleocharinae noch unter die Tachyporinae, von denen er wahrscheinlich stammesgeschichtlich abzuleiten ist, sich einreihen läßt. Die bisher beschriebenen Gattungen sind fast alle aus Afrika, nur wenige aus Indien und dem indomalaiischen Gebiet. Sie sind sämtlich der dorylophilen Lebensweise angepaßt, und zwar als Gäste des Trutztypus, mit Ausnahme von *Sympolemon* und der mit ihm verwandten neuen Gattungen (s. im 9. und 10. Kapitel S. 315ff.), die auf der Grundlage des Trutztypus zum Symphilentypus übergegangen sind. In Vorderindien und Ceylon sind merkwürdigerweise bisher nur termitophile Arten innerhalb der Gattung *Doryloxenus* gefunden worden, obwohl sie ihren generischen Merkmalen nach ohne Zweifel ursprünglich zum Trutztypus der Dorylinengäste gehören, und die afrikanischen Arten derselben Gattung heute noch sämtlich als Reiter auf Wanderameisen leben. Wir müssen daher annehmen, daß die indisch-ceylonischen *Doryloxenus*-Arten erst nachträglich zur termitophilen Lebensweise übergegangen sind. Im tropischen West-

[1] Bezüglich der sekundären Gesichtsmimikry, die bei Gästen solcher *Eciton* sich findet, die gutentwickelte Ocellen haben, verweise ich auf Nr. **164**, S 55ff.

afrika sind dagegen einige kleine Arten der im übrigen dorylophilen Gattung *Pygostenus* zu Termitengästen geworden[1].

Eupygostenus n. gen.

(Taf. IX, Fig. 29.)

Generi *Pygostenus* Kr. affinis, sed differt capite valde convexo; prothorace latissimo, profunde bipartito per sulcam longitudinalem mediam, margine antico concavo, postico convexo, angulis omnibus cum lateribus omnino rotundatis, margine ejus laterali perfecte infra deflexo; elytris thorace duplo longioribus, margine postico profunde emarginato; abdomine conico, convexo, vix marginato; femoribus posticis longioribus, curvatis et compressis; antennis denique basi crassioribus, apice magis acuminatis.

Eupygostenus ***Escherichi*** n. sp.

(Taf. IX, Fig. 29.)

Late cuneiformis, piceus, nitidus, capite nigro, prothorace rufo. Capite thoraceque quasi politis, subtilissime punctatis; elytris et abdomine subtiliter denseque alutaceis, elytris insuper seriebus punctorum obsoletorum instructis. Abdominis lateribus flavosetosis, apice breviter nigrosetoso. Antennae capite thoraceque paulo longiores. — Long. 3 mm, lat. elytrorum 1,2 mm.

Ein Exemplar lag vor, bei dem unterirdisch lebenden *Dorylus affinis* Shuck. var. *aegyptiaca* Mayr zu Nefassit in Erythraea im März 1906 von K. Escherich gefangen. Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers, welcher in seinem Fundbericht schreibt: »Die Kolonie befand sich in engsten Spalten sehr weichen Gesteins. Es waren zwei Exemplare des *Eupygostenus* da; das eine wollte ich im künstlichen Nest beobachten, ist mir aber leider entkommen.«

Von den zahlreichen bisher bekannten Arten der Gattung *Pygostenus* leben weitaus die meisten bei oberirdisch wandernden *Dorylus* aus dem Subgenus *Anomma*[2]. Sie sind nach den Beobachtungen von P. H. Kohl die häufigsten Jagdgäste dieser Treiberameisen am Kongo, und eine Reihe derselben harrt noch der Bearbeitung. Bei unterirdisch lebenden *Dorylus* sind bisher folgende Arten gefunden worden: *Pygostenus* (*Typhloponemys*) *hypogaeus* Rey bei *Dorylus juvenculus* Shuck.

[1] Über diese Umwandlung von Dorylinengästen in Termitengäste siehe Nr. **138**, S. 651—655; Nr. **145**; Nr. **154**, S. 49—55 (571—577); Nr. **157**, S. 355—365; Nr. **188**, S. 109 und 160—161; Nr. **199**; Nr. **207**, S. 170—176.

[2] Vgl. Nr. **138**, S. 646ff.

(*Typhlopone oraniensis* Luc.) in Syrien; *Pygostenus Raffrayi* Wasm. und *rufus* Raffr. bei *Dorylus helvolus* L. in der Kapkolonie[1]. Bei Termiten (*Cubitermes fungifaber* Sjöst.) lebt *Pygostenus termitophilus* Wasm. vom unteren Kongo und wahrscheinlich auch *P. infimus* Wasm. aus Gabun.

Die neue Gattung *Eupygostenus* ist durch Verbreiterung der Körperform und Verdickung der Fühler in der Richtung des Trutztypus der *Pygosteninae* weiter entwickelt als *Pygostenus*, dem sie übrigens nahe steht. Die Verbreiterung und Querteilung des Halsschildes und die Verdickung seiner Seiten ist wohl ebenfalls eine dem Trutztypus dienende Anpassung, welche überdies zeigt, wie bei *Sympolemon*, der zum Symphilentypus fortgeschritten ist, die Längsfurchen des Halsschildes ursprünglich entstanden sein können.

Der Kopf von *Eupygostenus* ist stark quer, ähnlich wie bei *Pygostenus*, aber hoch gewölbt und hinten steil abfallend. Die Fühlerwurzeln sind einander noch näher gerückt als bei *Pygostenus*, nur durch einen linienförmig schmalen Zwischenraum getrennt. Oberhalb der Fühlerwurzeln ist die Stirn beulenförmig vorgezogen und schützt dadurch die Fühlerbasis. Die elfgliedrigen Fühler erreichen den Hinterrand des Halsschildes, sind also trotz ihrer Dicke ziemlich lang; wegen der Kürze des 2. Gliedes erscheinen sie bei schwacher Vergrößerung nur zehngliedrig; das 1. Glied ist kurz walzenförmig, relativ breiter als bei *Pygostenus*, aber vorn weniger stark ausgehöhlt; das 2. Glied ist sehr kurz quer, nur von vorne und unten sichtbar, das 3. etwas länger als breit, walzenförmig, die folgenden allmählich ein wenig kürzer und schmaler, aber alle etwas länger als breit, einschließlich des 10.; das 11. ist doppelt so lang wie das 10., spitz kegelförmig; die Glieder sind sehr eng aneinander geschlossen, und da sie zur Spitze hin schmaler werden, sind die Fühler fast hornförmig. Die Augen sind sehr groß, stark halbkugelförmig, gewölbter als bei *Pygostenus*, die ganzen Kopfseiten einnehmend. Bei stärkerer Vergrößerung ist der Kopf äußerst fein und dicht punktiert, bei schwacher erscheint er glatt.

Das Halsschild ist breiter als der Kopf, sehr stark quer, fast viermal so breit wie lang und von ganz eigentümlicher Gestalt. Der Vorderrand ist ausgerandet, concav, der Hinterrand gerundet, convex, so daß das Halsschild fast halbmondförmig erscheint; die Vorder- und Hinterecken sind mit den Seiten vollkommen verrundet; durch eine tiefe, breite Längsfurche in der Mitte zerfällt das Halsschild in zwei

[1] *Pygostenus pusillus* Wasm. (Nr. 138, S. 646) b. *Anomma Kohli* ist kein *Pygostenus*, sondern *Nannostenus* n. gen. (siehe unten S. 322).

kissenförmig gewölbte Querhälften. Die Halsschildseiten sind sehr dick und gewölbt, vollkommen ungerandet, indem die Seitenränder ganz auf die Unterseite umgeschlagen sind, während *Pygostenus* normal gebildete, horizontal vortretende Seiten des Halsschildes hat. Die Skulptur erscheint bei schwacher Vergrößerung ganz glatt, bei stärkerer sehr fein punktiert. Jederseits von der Mittelfurche stehen drei Börstchen. Das Schildchen ist sehr klein, dreieckig.

Die Flügeldecken sind quer viereckig, schwach gewölbt, von der doppelten Länge des Halsschildes und fast doppelt so breit wie lang. Der Hinterrand ist tiefer gemeinschaftlich ausgerandet als bei *Pygostenus* und die Hinterecken deshalb stärker vorgezogen. Die Skulptur ist sehr fein und dicht lederartig, daher schwächer glänzend als das Halsschild; auf der Scheibe finden sich überdies Längsreihen größerer, sehr seichter Punkte. Der Hinterleib ist kurz kegelförmig, gewölbt, nur sehr schmal und fein gerandet, während *Pygostenus* einen flacheren, breiter gerandeten Hinterleib hat. Der Seitenrand ist nur im ersten Drittel des Hinterleibes deutlich, bei *Pygostenus* dagegen bis zum vorletzten (dem 6.) Segment. Dieses ist wie bei *Pygostenus* das längste von allen freien sieben Dorsalsegmenten. Der Hinterleib ist seitlich und ventral mit ziemlich langen, gelben Borsten besetzt, die auch am Hinterrande der Tergite sich finden. Das Analsegment trägt einen kurzen schwarzen Borstenkranz, der kürzer und feiner ist als bei *Pygostenus*.

Die Beine sind ähnlich wie bei *Pygostenus*, die hinteren jedoch länger, mit etwas gebogenen, flachgedrückten Schenkeln; auch die Hinterschienen sind schwach gebogen. Die Vordertarsen sind kurz, das Klauenglied fast so lang wie die übrigen Glieder zusammen; an den Hintertarsen ist das 1. Glied verlängert. Die Schienen sämtlicher Beine sind innen dicht mit langen, weißlichen Haaren besetzt, welche Hafthaare zu sein scheinen; auch die Unterseite der Tarsen zeigt ähnliche weiße Hafthaare. Die Mundteile konnte ich an dem einzigen Exemplar nur mit dem Binocularmikroskop untersuchen. Die Kiefertaster sind kürzer als bei *Pygostenus*, mit kaum sichtbarem, sehr kleinem Endglied. Die Oberlippe ist breit, vorne nicht ausgerandet.

9. Zur Gattung *Sympolemon* Wasm. und ihrem Symphilentypus.

(Taf. IX, Fig. 30.)

Die Gattung *Sympolemon*, mit *S. anommatis* als typischer Art, wurde von mir 1900 (Nr. **114**, S. 258 [44 Separ.] ff.) beschrieben. Sie gehört jedoch nicht zur Unterfamilie der Aleocharinae, zu der ich sie damals stellte, sondern zu derjenigen der Pygosteninae, wie aus

ihrer Fühlerbildung, aus der Verlängerung des vorletzten freien Hinterleibssegments, aus dem (allerdings rudimentären) schwarzen Borstenkranze an der Hinterleibsspitze und andern Merkmalen mit Sicherheit hervorgeht. Daß er zu den Symphilen gehört und aus dem Munde seiner Wirte sich füttern läßt, schloß ich aus der Bildung seiner Unterlippe (Nr. **114**, S. 259 [45], 261 [47] und Taf. XIV (II.), Fig. 18a). Seine eigentümlichen, rudimentären, äußerlich nur eingliedrigen, dicht mit Hafthaaren besetzten Tarsen wurden damals schon beschrieben und abgebildet (Nr. **114**, S. 262 [48] und Taf. XIV (II.), Fig. 18b). Die biologische Bedeutung dieser Tarsenform wurde jedoch erst durch die späteren Beobachtungen von P. Kohl allseitiger aufgeklärt. Der Käfer reitet nämlich für gewöhnlich nicht auf den Ameisen, wie ich nach seiner Tarsenbildung ursprünglich annahm, sondern er springt pfeilschnell über die Ameisen dahin (Nr. **138**, S. 638, 640 und 665). Das Rätsel dieser Bewegungsweise wurde durch Schnittserien des Hinterleibes gelöst, indem der schlanke, spitze Hinterleib eine muskulöse Springfeder darstellt; wenn der Käfer mit der Hinterleibsspitze auf den Boden schlägt, vermag er sich mit einem Satze fortzuschnellen (Nr. **138**, S. 638 ff. und Taf. XXXIII, Fig. 11c). Seine durch die Hafthaare pantoffelförmig verbreiterten Tarsen verhindern wahrscheinlich, daß er nach dem Sprunge mit den Füßen im Sande einsinkt und bieten somit eine entfernte Analogie mit den befiederten Füßen des Steppenhuhns (*Syrrhaptes paradoxus*) (s. Nr. **184**, S. 228). Die anatomische Struktur der Tarsen erweist sich mikroskopisch als innerlich dreigliedrig, während man sie äußerlich nur als eingliedrig bezeichnen kann (Nr. **138**, S. 639). Daß die rudimentären, so reich mit Hafthaaren ausgestatteten Tarsen zugleich aber auch die Bedeutung haben, dem Käfer das Anklammern an seine Wirte zu ermöglichen und daß hierin ihr ursprünglicher Ausbildungszweck liegt, scheint mir nach der Analogie mit den Hafthaaren der Tarsen von *Dorylomimus* und andern Gattungen sicher (s. oben S. 289).

Daß *Sympolemon anommatis* in einem echten Gastverhältnis zu seinen Wirten steht, wird nicht nur durch die Bildung seiner Mundteile nahegelegt, sondern auch durch die schlanken, geschmeidigen Fühler, die den Verkehr mit den Ameisen ermöglichen, durch die tiefen Furchen zwischen den gewölbten (nicht scharfkantigen) Längskielen des Halsschildes und die mit einer tiefen Nahtfurche und tiefen Basalgruben (wahrscheinlich Exsudatgruben) versehenen Flügeldecken sowie durch die gelbe Beborstung des Hinterleibes, welche bei reinen Stücken eine sehr dichte ist und dem Hinterleib einen goldgelben Schimmer

verleiht. Unter dem Binocularmikroskop zeigt sich diese Behaarung als eine doppelte, eine kurze, dichte, anliegende und eine lange, aus stark nach hinten geneigten Borsten bestehende. Die gelbe Grundbehaarung bedeckt die ganze Oberseite des Hinterleibes und seine Seitenränder ziemlich gleichmäßig dicht. Die langen gelben Borsten sind auf der Basalhälfte des Hinterleibes in mehrfachen Querreihen auf den einzelnen Segmenten geordnet und stehen auch an den Seitenrändern der Segmente; gegen die Hinterleibsspitze zu ist die ganze Oberfläche fast gleichförmig dicht mit diesen gelben Borsten besetzt, die den Eindruck von Exsudattrichomen machen. Die gesamte Körperform, die Fühlerbildung, Skulptur und Behaarung von *Sympolemon* befestigt mich in der schon früher ausgesprochenen und auch von P. Kohl (Nr. **138**, S. 667) geteilten Ansicht, daß dieser Käfer sicher zu den Symphilen der Wanderameisen zu zählen ist. Der schwarze Stachelkranz an der Hinterleibsspitze, der bei den Pygosteninae gewöhnlich vorkommt, ist bei *Sympolemon* auf drei kurze, dünne Börstchen reduziert, die zudem häufig zurückgezogen und dann nicht oder kaum sichtbar sind. Wenn man jenen Stachelkranz ursprünglich als ein defensives Merkmal des Trutztypus der Pygosteninae auffaßt, so ist seine Rückbildung bei *Sympolemon* eine Bestätigung für dessen symphile Entwicklungsrichtung.

Auf eine unter dem Binocularmikroskop schön sichtbare Skulptureigentümlichkeit von *Sympolemon anommatis* sei hier aufmerksam gemacht, da sie wahrscheinlich auch von biologischer Bedeutung ist. Die Oberseite des Kopfes, des Halsschildes, ferner die Seiten, die Nahtfurche und die Basalgruben der Flügeldecken sind auf glattem Grunde dicht mit äußerst feinen Punktstreifen bedeckt, welche auf dem Kopf nach vorne konvergieren, auf dem Halsschild, auf den Seiten und der Naht der Flügeldecken parallel längsgerichtet sind und an den Schultergruben bogenförmig verlaufen. Der Hinterleib zeigt keine Punktstreifen, sondern ist dicht und fein schwach rauh punktiert wie häufig bei den Pygosteninae. Vielleicht ist die feine punktstreifige Skulptur des Vorderkörpers (mit Ausnahme der Flügeldeckenscheibe, die nur äußerst fein lederartig punktiert ist) als der Rest einer ehemaligen rauhen Skulptur aufzufassen, wie sie die nahe verwandte Gattung *Anommatophilus* besitzt.

Sympolemon anommatis ist einer der häufigsten Jagdbegleiter der central- und westafrikanischen Treiberameisen. Er kommt ferner bei mehreren verschiedenen *Anomma*-Arten und -Rassen vor am unteren und oberen Kongo und in Kamerun. Ursprünglich von E. Luja bei *Anomma Wilverthi* Em. bei Sankuru (Bezirk Kassai) am unteren Kongo

entdeckt, wurde er bald darauf von P. H. Kohl bei Stanleyville (Station St. Gabriel) am oberen Kongo bei derselben Treiberameise gefunden. Wie häufig er daselbst ist, geht daraus hervor, daß aus P. Kohls Funden (einschließlich der neuen von 1909—1914) über 100 Exemplare allein aus den Zügen jener *Anomma* mir vorlagen, obwohl der Fang dieser Gäste aus der Mitte der Treiberameisen eine schwierige Arbeit ist. Ferner traf P. Kohl denselben *Sympolemon* 1909 und 1910 bei Stanleyville auch wiederholt in den Zügen von *Anomma Burmeisteri* Shuck. var. *rubella* Sav., wenn auch nicht so häufig wie bei *A. Wilverthi*. Ich finde keinen Unterschied zwischen den bei diesen beiden verschiedenen *Anomma* lebenden Exemplaren von *Sympolemon*. Sein Vorkommen bei *A. Sjöstedti* Em. in Süd-Kamerun ist bereits von A. Reichensperger[1] gemeldet worden nach den Funden von W. Funk. Auch bei Groß-Batanga wurde *Sympolemon* von Geo Schwab am 12. Juni 1912 in einem Zuge von *A. Sjöstedti* gefangen (in meiner Sammlung). Ich sehe keinen Unterschied zwischen diesem Exemplar und den bei den andern am Kongo lebenden *Anomma*-Arten. Auch Reichensperger fand die Funkschen Exemplare von *S. anommatis* »genau übereinstimmend mit den Stücken, die am Kongo bei *A. Wilverthi* Em. gefunden wurden«.

Bei einem näheren Vergleich des reichen Materials, das mir von *Sympolemon anommatis* vorliegt, ergab sich, daß die Körperform, Skulptur und Färbung dieser Art außerordentlich konstant sind; desgleichen die Körpergröße, die zwischen 6 und 7 mm Rumpflänge sich bewegt. Die Behaarung ist nicht selten etwas abgerieben, aber an reinen Stücken ebenfalls übereinstimmend. *Sympolemon anommatis* stellt somit eine ebenso häufige und weitverbreitete wie konstante Anpassungsform dar, die auf dem Optimum ihrer Anpassungsbedingungen an die Lebensweise bei *Anomma* steht.

1904 beschrieb ich eine zweite Art derselben Gattung als *Sympolemon tiro*. Diese muß jedoch von *Sympolemon* getrennt und zu einer neuen Gattung (*Micropolemon*) erhoben werden. Ich gehe jetzt zu den mit *Sympolemon* verwandten neuen Gattungen über.

10. Neue Verwandte von *Sympolemon* und ihre Beziehungen zu *Anommatophilus* und *Pygostenus*.

(Hierzu Taf. IX, Fig. 30—34.)

Der hier zu behandelnde Verwandtschaftskreis von *Sympolemon* umfaßt Formen der Pygosteninae, die in ihrer Entwicklungs-

[1] Zur Kenntnis afrikanischer Myrmekophilen (Entomol. Mitteilungen, IV. Nr. 4—6. 1915. S. 124.)

richtung mit *Sympolemon* ähnlich sind, indem sie vom Trutztypus ausgehend dem Symphilentypus sich nähern, während sie systematisch teils an *Sympolemon*, teils an *Anommatophilus*, teils an *Pygostenus* sich anschließen. Ich gebe zuerst eine Übersicht derselben (mit Einschluß von *Sympolemon*), dann die Diagnosen der neuen Gattungen, Untergattungen und Arten, endlich einige zusammenfassende Anhaltspunkte für ihre natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen zu den Gattungen *Anommatophilus* Wasm. und *Pygostenus* Kr.

Übersichtstabelle.

a. Tarsen normal, Vordertarsen viergliedrig, Mittel- und Hintertarsen fünfgliedrig, mit Hafthaaren besetzt. Körperform ähnlich *Anommatophilus*, aber breiter und flacher. Kopf gewölbt, stark quer, nur halb so lang wie das Halsschild. Halsschild stark quer, mit drei Längsfurchen und vier Längskielen, der Vorderrand desselben concav, der Hinterrand convex. Körperlänge 2,7 bis 4 mm: *Eupolemon* n. gen. (Taf. IX, Fig. 31).
(Zwei Arten, *Eupolemon costatus* n. sp. [Typus der Gattung] und *hospes* n. sp. s. unten S. 317.)

a′ Tarsen rudimentär, kurz stummelförmig, äußerlich nur eingliedrig, dicht mit Hafthaaren besetzt. Kopf flach, niemals stark quer, so lang oder wenig kürzer als das Halsschild. Halsschild quadratisch bis stark quer, mit oder ohne Längsfurchen und Längskiele, Vorderrand stark concav, Hinterrand convex. Körperlänge 2—7 mm . . . . b

b. Körpergestalt groß (6—7 mm), sehr schlank, mit gewölbten Flügeldecken und Hinterleib und sehr schlanken Fühlern und Beinen. Sämtliche Fühlerglieder mit Ausnahme des sehr kurzen zweiten viel länger als breit; drittes Glied stark verlängert, länger als das Endglied. Kopf etwas länger als breit, so lang wie das Halsschild. Halsschild so lang wie breit, quadratisch mit vollkommen parallelen Seitenrändern, mit zwei tiefen Längsfurchen und drei gewölbten Längskielen. Flügeldecken so lang wie breit, mit zwei tiefen, dreieckigen Basalgruben und stark vertiefter Naht. Die ganze Oberseite von Kopf und Halsschild, die Basis und die Seitenränder der Flügeldecken dicht mit äußerst feinen Punktstreifen besetzt. Der schwarze Borstenkranz der Hinterleibsspitze rudimentär:
Sympolemon Wasm. 1900 (s. oben S. 311 und Taf. IX, Fig. 30).
(Typus und einzige Art: *Sympolemon anommatis* Wasm. 1900.)

b'. Körpergestalt klein (2—2,8 mm), minder schlank, mit flachen Flügeldecken und Hinterleib und mäßig schlanken Fühlern und Beinen. Fühlerglieder mit Ausnahme des Endgliedes nie doppelt so lang wie breit; drittes Glied nicht verlängert. Kopf schwach quer, kaum so lang wie das Halsschild oder etwas kürzer. Halsschild stark quer, fast doppelt so breit wie lang, mit oder ohne Längsfurchen und Längskiele. Flügeldecken stark quer, um die Hälfte bis doppelt so breit wie lang, ohne Basalgruben und ohne Nahtfurche. Neben dem Seitenrand von Halsschild und Flügeldecken steht eine erhabene Längslinie[1]. Der schwarze Borstenkranz an der Hinterleibsspitze normal entwickelt c

c. Halsschild mit Längsfurchen und Längskielen. Körperlänge 2,5—2,8 mm . . . . d

c'. Halsschild ganz flach, ohne Längsfurchen oder Längskiele. Körperlänge 2—2,5 mm . . . . e

d. Halsschild mit drei vollständigen Längsfurchen und vier vollständigen Längskielen, sein Vorderrand einfach ausgeschnitten und die Vorderecken daher nur nach vorne vorspringend. Kopf, Halsschild und Flügeldecken matt, dicht körnig punktiert:

Micropolemon n. gen. subgen. *Micropolemon* s. str. (Taf. IX, Fig. 32).

(Typus und einzige Art: *Micropolemon* (»*Sympolemon*«) *tiro* Wasm. 1904 [Nr. **138**, S. 641]; s. unten S. 319.)

d'. Halsschild mit zwei breiten Längsfurchen, zwei vollständigen Randkielen und einem breiten, vorne und hinten abgekürzten Mittelkiel, hinter dem jederseits ein kleiner Basalkiel steht; Vorderrand des Halsschildes nicht nur ausgeschnitten, sondern auch in seiner ganzen Breite tief quer eingedrückt, so daß die Vorderecken stark hornartig nach oben vorspringen. Kopf, Halsschild und Flügeldecken glänzend, nur äußerst fein gestrichelt:

Micropolemon subgen. *Anapolemon* n. subg. (Taf. IX, Fig. 33).

(Typus und einzige Art: *Anapolemon cornutus* n. sp.; s. u. S. 320.)

e. Seitenränder von Halsschild und Flügeldecken nur schwach gebogen, fast parallel. Kopf querrechteckig. Flügeldecken um die Hälfte breiter als das Halsschild. Körperlänge 2,5 mm:

Micropolemon subgen. *Hemipolemon* n. subg. (Taf. IX, Fig. 34).

---

[1] Nur diese Längslinie ist von oben sichtbar. Bei seitlicher (schräger) Betrachtung unter dem Binocular zeigen sich noch mehrere, feinere, erhabene Längslinien auf dem Seitenrande selbst, außerhalb der obenerwähnten stärker erhabenen Längslinie.

(Typus und einzige Art: *Hemipolemon planicollis* n. sp.; s. unten S. 321.)

e'. Seitenränder des Halsschildes mit dem Hinterrand in einem Bogen stark gerundet, auch die Seiten der Flügeldecken gebogen. Kopf queroval. Flügeldecken nicht breiter als das Halsschild: Körperform *Pygostenus* ähnlich, aber flacher. Körperlänge 2 mm. *Nannostenus* n. gen.

(Typus und einzige Art: *Nannostenus* (»*Pygostenus*«) *pusillus* Wasm. 1904 [Nr. **138**, S. 646]; s. unten S. 322).

Eupolemon n. gen. *Pygosteninarum*.

(s. die Tabelle S. 315 und Taf. IX, Fig. 31.)

Generi *Anommatophilus* Wasm. (1904, Nr. **138**, S. 642) affinis forma corporis et tarsorum, sed latior et planior, praesertim thoracis forma diversus, quae ad genus *Sympolemon* accedit. Caput longitudine duplo latius, convexum. Antennae dimidia corporis longitudine, valde acuminatae. Prothorax transversus, lateribus antice rotundatis et paulo dilatatis, basin versus angustatis, profunde trisulcatus et alte quadricostatus (in genere *Anommatophilus* thorax angustior, convexus, subparallelus, haud sulcatus). Elytra thorace duplo latiora, subplana, margine postico profunde emarginato et angulis posticis acute prominentibus (in *Anommatophilo* elytra angustiora et convexa, postice vix emarginata). Abdomen elongatum, conicum, anguste marginatum, segmentis 7 liberis, quorum sextum elongatum. Corpus opacum, capite, thorace et elytris dense coriaceopunctatis, abdomine dense subtiliter punctato, dense flavosetoso, apice brevissime nigrosetoso.

Durch die hier und in der Tabelle (oben S. 315) angegebenen Unterschiede läßt sich die neue Gattung leicht sowohl von *Anommatophilus* wie von *Sympolemon* unterscheiden, zwischen denen sie eine Mittelstellung einnimmt, jedoch näher mit ersterer verwandt ist. Die Stirn ist wie bei jenen zwischen den Fühlerwurzeln dreieckig vorgezogen, mit gerundeter Spitze. Die normal gebildeten Tarsen besitzen zahlreiche Hafthaare. Die beiden Arten lassen sich folgendermaßen übersehen:

1. *Eupolemon costatus* n. sp. (Typus der Gattung).

(Taf. IX, Fig. 31.)

Alle drei Längsfurchen des Halsschildes durchgehend, die Seitenfurchen nur wenig breiter als die Mittelfurche. Halsschild stark quer, vorn doppelt so breit wie lang. Fühler gedrungen, das 3.—5. Glied nicht, das 6.—9. nur wenig länger als breit, das 10. fast doppelt so lang

wie breit, das 11. etwas länger als die zwei vorhergehenden zusammen. Die ganze Körperform etwas kürzer und in der Mitte breiter. Dunkel rotbraun, mit pechbraunem Kopf und schwarzbraunen Flügeldecken. 2,7 mm.

Ein Exemplar wurde von Geo Schwab in einem Zuge von *Anomma Burmeisteri* Shuck. zu Groß-Batanga, Kamerun, am 25. April 1911 gefangen.

2. *Eupolemon hospes* n. sp.

Nur die Mittelfurche des Halsschildes durchgehend, die Seitenfurchen vorn und hinten abgekürzt, viel breiter als die Mittelfurche. Halsschild schwächer quer, vorn nicht doppelt so breit wie lang. Fühler schlanker, das 3.—9. Glied ungefähr um die Hälfte länger als breit, das 10. fast doppelt so lang wie breit, das 11. ein wenig kürzer als die beiden vorhergehenden zusammen. Die ganze Körperform etwas schmaler und länger. Rotbraun mit dunklerem Kopf und schwarzen oder schwarzbraunen Flügeldecken. 3—4 mm.

Zwei Exemplare lagen vor, von P. H. Kohl in Zügen von *Anomma Wilverthi* Em. zu St. Gabriel (Stanleyville, oberer Kongo) 1906 und 1910 gefangen. Als Type der Art betrachte ich das größere der beiden Exemplare vom Jahre 1906.

Micropolemon n. gen. *Pygosteninarum.*

(s. Tabelle S. 316.)

Generi *Sympolemon* Wasm. affinis, sed statura multo minore (2,5—2,8 mm), minus elongata et magis plana. Antennae pedesque minus graciles; antennae dimidia corporis longitudine, art. 3° haud elongato. Caput subtransversum, thorace paulo brevius, planum. Prothorax valde transversus, lateribus plus minusve parallelis, sulcatus et costatus vel planus. Elytra transversa, plana, thorace multo latiora sine fovea humerali, sutura haud impressa. Abdomen planum, marginatum, acuminatum, flavosetosum, apice nigrosetoso; 7 segmenta libera conspiciuntur. Prope marginem lateralem elytrorum prothoracis linea longitudinalis elevata adest[1]. Tarsi brevissimi, uniarticulati, dense setosi (mit Hafthaaren besetzt).

Die in den obigen Merkmalen übereinstimmenden und dadurch von *Sympolemon* sich unterscheidenden Formen sind namentlich in der Halsschildbildung so verschiedenartig, daß sie in drei Untergattungen geteilt werden müssen, von denen die erste mehr an *Sympolemon*, die

[1] Siehe die Anmerkung 1 auf S. 316 der Tabelle.

dritte an *Nannostenus* (n. gen. prope *Pygostenus*, s. unten) sich annähert, während die zweite eine Mittelstellung, aber doch näher *Sympolemon*, einnimmt.

1. Subgenus *Micropolemon* s. str.

(Taf. IX, Fig. 32.)

Prothorax profunde trisulcatus et alte quadricostatus; margo anticus excisus, angulis anticis antrorsum tantum prominentibus. Caput, prothorax et elytra opaca, dense coriaceopunctata. Tergitum paenultimum abdominale (6um liberum) elongatum.

Der schwarze Borstenkranz an der Hinterleibsspitze ist nur wenig stark entwickelt.

2. Subgenus *Anapolemon* n. subgen.

(Taf. IX, Fig. 33.)

Prothorax late bisulcatus, costis lateralibus integris, costa media lata, antice et postice abbreviata, carina basali parva utrimque pone costam mediam sita; margo anticus prothoracis excisus et totus profunde impressus, angulis anticis sursum elevatis, cornutis. Caput, prothorax et elytra nitida, vix subtilissime striata. Tergita duo ultima abdominalia (6um et 7um liberum) elongata.

Der schwarze Borstenkranz an der Hinterleibsspitze ist stärker entwickelt als bei *Micropolemon* s. str.

3. Subgenus *Hemipolemon* n. subgen.

(Taf. IX, Fig. 34.)

Prothorax omnino planus (neque sulcatus neque costatus), margine antico exciso. Caput, prothorax et elytra subopaca, densissime subtiliter punctata. Tergitum paenultimum abdominale (6um liberum) elongatum.

Der schwarze Borstenkranz an der Hinterleibsspitze ist schwach entwickelt wie bei *Micropolemon* s. str.

Zu *Micropolemon tiro* Wasm. (Nr. **138,** S. 641).

(s. die Tabelle S. 316 und Taf. IX. Fig. 32.)

Diese daselbst 1904 als *Sympolemon tiro* beschriebene Art bildet den Typus der neuen Gattung und Untergattung *Micropolemon* sensu stricto. Das erste Exemplar wurde von P. H. Kohl 1902 in einem Zuge von *Anomma Wilverthi* Em. zu St. Gabriel (bei Stanleyville, oberer Kongo) entdeckt. 1909—1910 fand er sie ebendort bei *A. Wilverthi* mehrmals wieder, außerdem aber auch bei *A. Burmeisteri rubella* Sav.

Die letzteren Exemplare sind meist, aber nicht ausnahmslos, heller gefärbt als die bei *A. Wilverthi* gefangenen. Die Färbung der Art variiert von rotbraun oder pechbraun mit schwarzem Kopf und Flügeldecken — nach dieser Färbung wurde die Art 1904 beschrieben — bis gelbbraun mit etwas dunklerem Kopf und Flügeldecken; die Körperlänge mißt 2,5—2,8 mm. Auch die relative Breite des Kopfes im Vergleich zum Halsschild schwankt ein wenig; gewöhnlich ist der Kopf fast genau so breit wie das Halsschild, manchmal aber etwas schmaler; er ist stets ein wenig kürzer als letzteres. Die Seiten des Halsschildes, das fast doppelt so breit wie lang ist, sind nach hinten schwach bogig verengt. Die Skulptur des Vorderkörpers, namentlich jene des Halsschildes und der Flügeldecken, variiert merklich, indem gewöhnlich (typische Skulptur) Halsschild und Flügeldecken durch sehr dichte, unter dem Binocular körnige Punktierung ganz matt sind, manchmal jedoch durch feinere Punktierung einen schwachen Glanz zeigen. *Micropolemon tiro* erweist sich somit weniger konstant in Färbung und Skulptur als *Sympolemon anommatis*, obwohl von letzterem ein viel größeres Vergleichsmaterial vorlag (s. oben S. 314).

Micropolemon (*Anapolemon*) *cornutus* n. sp.

(s. oben S. 316 und 319 und Taf. IX, Fig. 33.)

Rufotestaceus, capite elytrisque nigris. Caput fere thoracis longitudine, sed paulo angustius, vix transversum, fronte plana. Antennarum art. 1us latitudine vix longior, 2us transversus, 3us—10um latitudine parum longiores, 11us acuminatus, duobus praecedentibus unitis longior. Prothorax (s. S. 316) lateribus subparallelis, longitudine plus sesqui latior. Elytra thorace paulo longiora, longitudine sesqui latiora, plana, lateribus parallelis. Abdomen basi elytris angustius, planum, marginatum, valde acuminatum, dense subtiliter punctatum, subopacum, flavopubescens et flavosetosum. Long. 2,8 mm.

Die Skulptur des glänzenden Vorderkörpers erscheint bei schwächerer Vergrößerung äußerst fein punktiert. Unter dem Binocular zeigt sich, daß die Skulptur aus sehr feinen Strichen besteht, die auf dem Kopf rings um die flache Stirn konzentrisch, auf Halsschild und Flügeldecken teils längs teils quer verlaufen. Durch die Verlängerung der zwei letzten freien Hinterleibstergite und die starke Entwicklung des Borstenkranzes an der Hinterleibsspitze unterscheidet sich *Anapolemon* ebenso sehr wie durch die gehörnten Vorderecken des Halsschildes von *Micropolemon* und *Hemipolemon*. Die Strichelung des Vorderkörpers und die schlanke Gestalt zeigt eine entfernte Ähnlichkeit mit *Sympolemon*.

Ein Exemplar wurde in einem Zuge von *Anomma Sjöstedti* Em. bei Groß-Batanga (Kamerun) von Geo Schwab 21. Juni 1912 gefangen.

Micropolemon (*Hemipolemon*) *planicollis* n. sp.

(s. oben S. 316 und 319 und Taf. IX, Fig. 34.)

Flavotestaceus[1], capite elytrisque brunneis, dense subtilissime alutaceus, abdomine subtilissime aciculato, parum nitidus. Caput thorace paulo angustius sed vix brevius. Antennarum art. 1us latitudine vix longior, 2us transversus, 3us—9um latitudine haud longiores, 10us latitudine parum longior, 11us acuminatus, tribus praecedentibus unitis longitudine fere aequalis. Prothorax (s. S. 319) longitudine fere duplo latior, lateribus distincte sed leviter curvatis, angulis anticis acutis, posticis obtusis. Elytra thorace sesqui longiora et latiora, lateribus paulo curvatis. Abdomen acuminatum, marginatum, planum, flavopubescens et flavosetosum. Long. 2,2—2,4 mm.

Obwohl die Art durch das vollkommen flache Halsschild weit von den Untergattungen *Micropolemon* und *Anapolemon* abweicht, ist sie doch durch die oben (S. 316 und 318) erwähnten gemeinschaftlichen Merkmale mit ihnen so nahe verwandt, daß ich sie nicht als Vertreter eines eigenen Genus auffassen zu können glaubte.

Hemipolemon planicollis liegt von drei verschiedenen *Anomma*-Arten bzw. -Rassen aus zwei verschiedenen Gebieten vor. Zwei Exemplare wurden von P. Herm. Kohl am oberen Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville) gefangen, und zwar das erste 1906 im Zuge von *Anomma Burmeisteri rubella* Sav., das zweite 1910 im Zuge von *A. Wilverthi* Em. Diese beiden sind die typischen Exemplare (*H. planicollis* in specie).

Zwei andre Exemplare wurden von Geo Schwab in Kamerun (Groß-Batanga) in einem Zuge von *Anomma Sjöstedti* Em. var. *Sjöstedti-Wilverthi* Wasm. (s. oben S. 305) 8. Mai 1913 gefunden. Sie unterscheiden sich von den typischen Exemplaren durch viel dunklere Färbung. Ich bezeichne sie daher, zumal sie aus einem andern Gebiete stammen, als:

var. *Schwabi* n. var.: Brunnea, capite elytrisque nigricantibus, antennis pedibusque piceis, abdominis apice fortius nigrosetoso.

Nannostenus n. gen. *Pygosteninarum*.

(s. oben S. 317.)

Inter genus *Micropolemon* subgen. *Hemipolemon* Wasm. et genus *Pygostenus* Kr. quasi intermedium. A genere *Pygostenus* differt: tarsis

[1] Die dunkler gefärbte var. *Schwabi* siehe unten.

brevissimis, uniarticulatis, dense setosis; capite multo longiore, thoracis fere longitudine, subplano; prothorace fere semilunari, margine antico profunde exciso; lineis longitudinalibus elevatis in margine elytrorum et prothoracis (s. oben S. 316), denique abdomine minus convexo, fere plano. — A genere *Micropolemon* subgen. *Hemipolemon* differt: antennis crassioribus, subito acuminatis; prothoracis lateribus cum margine postico omnino rotundatis, angulis posticis nullis; elytris denique multo angustioribus, thorace haud latioribus. — Ab utroque genere differt: scutello permagno, triangulari (in generibus *Micropolemon* et *Pygostenus* minimo, vix visibili).

Daher mußte ich *Nannostenus* als eigene Gattung aufstellen. Der Hinterleib zeigt sieben freie Tergite, von denen der vorletzte verlängert ist. Der schwarze Borstenkranz an der Hinterleibsspitze ist nur sehr schwach entwickelt im Gegensatz zu *Pygostenus*.

Den Typus dieser neuen Gattung bildet *Pygostenus pusillus* Wasm. 1904 (Nr. **138**, S. 646), den ich damals irrtümlich zu *Pygostenus* stellte. Die einzige Art ist nur 0,8—2 mm lang, gelbbraun bis rostrot mit braunen Fühlern und Kopf, der Hinterleib gelb anliegend und abstehend behaart. Nur zwei Exemplare lagen vor, bei *Dorylus* (*Anomma*) *Kohli* Wasm., einer nur selten oberirdisch wandernden Treiberameise, von P. Kohl bei St. Gabriel (Stanleyville) gefangen.

Zusammenfassung.

Der Verwandtschaftskreis von *Sympolemon* ist dadurch charakterisiert, daß hier der Trutztypus der Pygosteninae dem Symphilentypus sich nähert durch Verlängerung der Fühler, schlankere und meist flachere Körpergestalt, Entwicklung von Längsfurchen und gewölbten Längskielen auf dem Halsschild (bei *Sympolemon* auch von Furchen und Gruben auf den Flügeldecken), sowie durch dichtere gelbe Behaarung des Hinterleibes, wobei (mit Ausnahme von *Eupolemon*) auch die Tarsen rudimentär geworden sind (Haftapparate). Den Höhepunkt dieser Entwicklungsrichtung hat *Sympolemon* erreicht, ihm zunächst stehen in der Ausbildung von symphilen Charakteren *Micropolemon* s. str., *Anapolemon* und *Eupolemon*. Auf den niedrigsten Stufen stehen *Hemipolemon* und *Nannostenus*.

Als Ausgangspunkte dieser Entwicklungsrichtung sind in systematischer Beziehung zwei verschiedene deutlich erkennbar; der eine liegt bei *Anommatophilus*-ähnlichen Formen, der andre bei *Pygostenus*-ähnlichen, die beide in konvergenter Richtung zum Symphilentypus hin sich entwickelt haben. *Eupolemon* gehört sicher in die natürliche

Verwandtschaft von *Anommatophilus, Nannostenus* sehr wahrscheinlich in jene von *Pygostenus*. Von *Nannostenus*-ähnlichen Formen aus scheint — nach der Skulptur des Seitenrandes von Flügeldecken und Halsschild zu urteilen — die Entwicklung der *Hemipolemon*-Form auszugehen, welche ihrerseits zu *Anapolemon* und *Micropolemon* s. str. überleitet. Selbstverständlich handelt es sich hier nicht um »Ahnenreihen«, sondern um Entwicklungsstufen eines morphologischen Typus. *Sympolemon* endlich steht wegen der hohen Entwicklung seiner Anpassung so isoliert da, daß es kaum möglich ist, anzugeben, ob er ursprünglich von einer *Anommatophilus*- oder einer *Pygostenus*-ähnlichen Form ausging, obwohl ersteres wahrscheinlicher ist. Er scheint jedenfalls einer eigenen, relativ sehr alten Entwicklungsreihe anzugehören.

Wir haben somit in der *Sympolemon*-Gruppe wenigstens drei verschiedene, analog gerichtete Entwicklungsreihen anzunehmen, die durch Konvergenz von verschiedenen Ausgangspunkten aus zu verschiedenen Zeiten zu einem ähnlichen morphologisch-biologischen Anpassungstypus, dem »*Sympolemon*-Typus« geführt haben.

11. Die verschiedenen Entwicklungswege der Symphilie unter den dorylophilen Staphyliniden.

Das echte Gastverhältnis (Symphilie) tritt bei den myrmekophilen und termitophilen Coleopteren in den verschiedensten Formen und Stufen auf und hat sich bei verschiedenen Gattungen und Gattungsgruppen, Unterfamilien und Familien derselben in selbständiger Weise polyphyletisch entwickelt. Vgl. besonders Nr. **51**, **60**, **85**, **134**, **173**, **184**. Am eingehendsten ist die Symphilie bei den Staphyliniden aus der Gruppe der *Lomechusini* (Unterfamilie Aleocharinae), besonders bei den Gattungen *Lomechusa* Grav. und *Atemeles* Steph. bisher erforscht; siehe Nr. **205**, wo auch die betreffende Literatur (S. 391 ff.) angegeben ist.

Bei den Dorylinengästen aus der Familie der Staphyliniden ist die Symphilie, entsprechend der großen Mannigfaltigkeit der hier vorliegenden Anpassungen, in verschiedenartiger Weise und zwar manchmal sehr hoch ausgebildet. Die früher hierüber gegebenen Andeutungen (Nr. **114**, **130**, **138**, **164**) will ich im folgenden zu vervollständigen suchen. Direkte Beobachtungen über ein echtes Gastverhältnis liegen zwar bisher nur für *Dorylomimus Kohli* von P. Herm. Kohl vor (Nr. **138**, S. 663). In den übrigen Fällen sind wir einstweilen darauf angewiesen, aus den betreffenden Anpassungscharakteren,

z. B. aus der Form der Unterlippe von *Sympolemon anommatis* (Nr. **114**, S. 261 [47 Separ.] und Taf. XIV [II. Separ.], Fig. 18a), aus der starken Entwicklung der Exsudatbüschel und Exsudatgruben bei *Dorylocratus rex* (s. oben S. 284 ff. und Taf. VIII, Fig. 14—18) usw. auf Symphilie zu schließen. Selbstverständlich kann hier nur eine gedrängte Übersicht gegeben werden, mit Verweisung auf die Literatur.

I. Vom Mimikrytypus ausgehend.

A. Bei afrikanischen Dorylinengästen.

(Gästen von *Dorylus* und subgen. *Anomma*.)

Unterfamilie Aleocharinae.

1. Der Entwicklungsweg der *Dorylomimini*: Gattungen *Dorylomimus*, *Dorylonannus* und *Dorylocratus* Wasm. In *Dorylocratus* hat die Symphilie überhaupt den höchsten bisher bekannten, aus den Anpassungscharakteren zu erschließenden Grad unter allen myrmekophilen Staphyliniden erreicht (s. oben Kap. 4 und 5).
2. Der Entwicklungsweg der *Dorylogastrini*: Gattung *Dorylogaster* Wasm.[1]. Wir können mit Wahrscheinlichkeit annehmen, daß diese ameisenähnlichen Aleocharinen mit eingliedrigen Klettertarsen (Hafttarsen) echte Gäste ihrer Wirte sind ähnlich wie *Dorylomimus*.
3. Der Entwicklungsweg der Gattungen *Dorylobactrus* Wasm., *Dorylostethus* Brauns und *Mimanomma* Wasm. (s. oben Kap. 7). In *Mimanomma*, dem Vertreter der auf diesem Entwicklungswege hervorgegangenen Unterfamilie der *Mimanommatinae*, hat der Mimikrytypus der dorylophilen Staphyliniden die höchste Stufe erreicht und ist sehr wahrscheinlich mit einem echten Gastverhältnis biologisch verbunden.
4. Anfänge einer ähnlichen Entwicklungsrichtung wie jene von *Dorylostethus* und *Dorylobactrus* finden sich auch bei den Gattungen *Dorylocerus* Wasm. und *Dorylobius* Raffr. (Nr. **138**, S. 627).
5. Vielleicht hat auch der Entwicklungsweg von *Dromanomma* Wasm. zur Symphilie geführt (s. oben Kap. 3), ausgehend von einem mit *Ocyplanus* Fauv. (*Dorylonia* Wasm.) ähnlichen Typus.

---

[1] Bisher sind drei Arten bekannt: *D. longipes*, *Kohli* und *clavicornis* Wasm. Vgl. Nr. **138**, S. 626 und Nr. **217**, S. 102—105.

B. Bei neotropischen Dorylinengästen.

(Gästen von *Eciton* und dessen Untergattungen[1].)

a. Unterfamilie Aleocharinae.

6. Der Entwicklungsweg der Gattung *Mimeciton* Wasm., dem höchsten Vertreter des Mimikrytypus unter den neuweltlichen Dorylinengästen. Derselbe scheint von einer mit *Ecitonilla* Wasm. ähnlichen Form über den Typus von *Mimonilla* Wasm. (Nr. **202**) zu *Mimeciton* zu führen. Letztere Gattung muß wegen des unter den knotenförmig verwachsenen, unten ausgehöhlten Flügeldecken stielförmig frei vortretenden Metanotums einen eigenen Tribus der Aleocharinen bilden, die *Mimecitonini*[2].
7. Der Entwicklungsweg von *Ecitophya* Wasm., der von *Ecitomorpha* Wasm. ausgeht. *Ecitophya* ist nach der Bildung der Mundteile usw. sehr wahrscheinlich zu den Symphilen zu zählen (Nr. **114**, S. 229 [15 Separ.]). Vielleicht hängt auch der Entwicklungsweg von *Ecitochara* Wasm. (Nr. **4**) mit jenem von *Ecitomorpha* an der Basis zusammen. Die kleine *Ecitochara* führt wahrscheinlich eine mit *Dorylomimus* analoge Lebensweise als Klettertier auf ihren Wirten.
8. Vielleicht ist auch der Entwicklungsweg der Gattungen *Ecitoxenia* und *Ecitoxenidia* Wasm. (Nr. **114**, S. 231 [17 Separ.] und Nr. **164**, S. 179) auf ein echtes Gastverhältnis gerichtet, da sie den Mimikrytypus mit dem Symphilentypus (Ausbildung von Exsudatfurchen und -Gruben) zu verbinden scheinen.
9. Die Entwicklungswege von *Ecitodulus* Wasm. und *Ecitonidia* Wasm. (Nr. **114**, S. 234 [20 Separ.] und S. 283 [69 Separ.]) gehören vielleicht auch der Entwicklungsrichtung eines vom Mimikrytypus ausgehenden Symphilentypus an.

b. Unterfamilie Paederinae.

10. Hierher gehört wahrscheinlich der Entwicklungsweg der Gattung *Ecitonides* Wasm. (Nr. **114**, S. 247 [33 Separ.] und Nr. **164**, S. 182 und Taf. II). Die sonderbaren Höckerbildungen der Oberflächenskulptur hängen vielleicht mit einer symphilen Exsudatfunktion zusammen. Die Körpergestalt folgt namentlich in der Kopf- und Fühlerform dem Mimikrytypus.

---

[1] *Leptanillophilus similis* Holmgr. (Zool. Anz. XXXIII. Nr. 11, 1908. S. 338) führe ich hier nicht an, da es vielleicht um einen Pselaphiden sich handelt. Wirt ist *Eciton* (nicht »*Leptanilla*«) *Nordenskiöldii* Holmgr.

[2] Eine eigene Unterfamilie wie für *Mimanomma* kann für *Mimeciton* nicht gegründet werden. Vgl. Nr. **164**, S. 55, Anm. 2.

II. Vom Trutztypus ausgehend.

A. Bei neotropischen Dorylinengästen.

(Unterfamilie Aleocharinae.)

11. Der Entwicklungsweg der Gattung *Ecitogaster* Wasm. (Nr. **114**, S. 218 [4 Separ.]). Besonders aus der Bildung der Unterlippe geht das echte Gastverhältnis dieses Käfers mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, ebenso wie aus seinen Skulptureigentümlichkeiten.

B. Bei afrikanischen Dorylinengästen.

(Unterfamilie Pygosteninae.)

12. Die Entwicklungswege der *Sympolemon*-Gruppe, einerseits von *Anommatophilus*-ähnlichen, anderseits von *Pygostenus*-ähnlichen Formen ausgehend. Hierher gehören die Gattungen *Sympolemon*, *Eupolemon*, *Micropolemon* (Untergattungen *Micropolemon*, *Anapolemon* und *Hemipolemon*) und *Nannostenus* Wasm. (s. oben Kap. 10). Bei *Nannostenus* und *Hemipolemon* sind die symphilen Charaktere am schwächsten entwickelt, bei *Sympolemon* am stärksten.

Es sei noch die auf Konvergenz beruhende Analogie in der Körperform und Skulptur betont, die zwischen der neotropischen Aleocharinengattung *Ecitogaster* einerseits und den afrikanischen Pygosteninengattungen *Sympolemon*, *Micropolemon* s. str. und *Anapolemon* anderseits besteht.

Bemerkungen. Eine Beimischung von Elementen des Trutztypus zeigt auch die Skulptur der neuweltlichen Aleocharinengattungen *Ecitoxenia* und *Ecitoxenidia* Wasm., sowie der neuweltlichen Paederinengattung *Ecitonides*, obwohl bei ihnen der Mimikrytypus überwiegt.

Bei den extremsten Vertretern des Trutztypus unter den altweltlichen dorylophilen *Myrmedonia*-Verwandten aus der Unterfamilie der Aleocharinen, nämlich in der Gattung *Aenictonia* Wasm. und ihren Untergattungen (Nr. **211** und unten S. 350) ist es nicht ausgeschlossen, daß die Gruben-, Höcker- und Rippenskulptur dieser Käfer auch Anknüpfungspunkte für die Entwicklung einer Symphilie enthält. Die Wahrscheinlichkeit ist jedoch hier nur gering, zumal wegen der Lebensweise dieser Käfer, welche nach P. Kohls Beobachtungen nicht mitten in den Zügen der Wanderameisen laufen, sondern dieselben seitlich und in der Nachhut zu begleiten pflegen.

III. Vom indifferenten Typus[1] ausgehend.

13. Der Entwicklungsgang von *Myrmechusa* Wasm. unter den dorylophilen Aleocharinen Afrikas, der, vielleicht durch *Trichodonia*- und *Acanthonia*-ähnliche Formen hindurchgehend, von einer tertiären *Myrmedonia*-Form zur Entwicklung des Symphilentypus von *Myrmechusa* geführt hat und in bezug auf die Ausbildung der Körperform konvergent mit dem Entwicklungsweg der *Lomechusini* verläuft (s. oben S. 265ff. und 269).

Zusammenfassung.

Bei den dorylophilen Staphyliniden geht somit die Entwicklung der Symphilie viel häufiger und in viel mannigfaltigerer Weise vom Mimikrytypus aus als vom Trutztypus. Der Grund hierfür liegt wohl darin, daß die ohnehin schon ziemlich ameisenähnliche Körpergestalt der Staphyliniden besonders günstige Anhaltspunkte bietet für die Entwicklung einer auf Täuschung des Fühlertastsinnes der blinden oder sehr schwachsichtigen Dorylinen gerichtete Nachahmung der Körpergestalt der Wirte. (Bei jenen *Eciton*-Arten, welche an Stelle der Netzaugen, die bei allen Dorylinen fehlen, gut entwickelte Ocellen haben[2], tritt zur Tastmimikry der Gäste noch eine Färbungsnachahmung hinzu, s. Nr. **164**, S. 55ff.)

Auf ihren niederen Stufen dient die Mimikry der dorylophilen Staphyliniden wohl nur der indifferenten Duldung der Gäste durch ihre Wirte; auf ihren höheren Stufen ermöglicht sie jedoch die Ausbildung eines echten Gastverhältnisses, wie ich schon früher (Nr. **130**) bemerkte und hier durch neue Beispiele, namentlich durch jenes von *Dorylocratus* bestätigen konnte.

Was für die Entwicklungswege der Symphilie bei den dorylophilen Staphyliniden hier ausgeführt wurde, läßt sich natürlich nicht für andre Käferfamilien verallgemeinern, wo die Ausbildung symphiler Charaktere auf Grund eines ererbten oder erworbenen Trutztypus viel häufiger ist.

---

[1] Als indifferenten Typus bezeichnete ich (Nr. **164**, S. 54) jene Körperformen, welche von denjenigen der betreffenden selbständig lebenden Verwandten nicht oder nur wenig abweichen, obwohl manche seiner Vertreter, z. B. viele unserer *Myrmedonia*-Arten, tatsächlich Synechthren der Ameisen sind.

[2] Diese Ocellen von *Eciton* sind eine schöne Bestätigung des Dolloschen Gesetzes, nach welchem ein in der Phylogenese verloren gegangenes Organ nicht wiederkehrt, sondern durch ein analoges ersetzt wird, falls das biologische Bedürfnis hierfür vorliegt.

In der Familie der Paussiden gehen beispielsweise sämtliche Entwicklungswege der Symphilie vom Trutztypus aus.

Eine Übersicht über die verschiedenen Entwicklungsformen und Entwicklungswege des Trutztypus bei den dorylophilen und andern myrmekophilen Staphyliniden wird unten (im 15. Kapitel S. 349) gegeben werden.

12. *Phyllodinarda*, ein neuer Vertreter des extremsten Trutztypus unter den dorylophilen Aleocharinenverwandten.

(Hierzu Taf. IX, Fig. 35—44 und Taf. X, Fig. 45—51.)

1899 beschrieb A. Raffray[1] eine höchst merkwürdige, blattförmig abgeflachte Staphylinidengattung des Trutztypus, *Trilobitideus*, welche einer Silphidenlarve ähnlicher sieht als einem Käfer aus der Familie der Kurzflügler. Fauvel gründete ebendort (p. 3) auf diese Gattung eine neue Unterfamilie der Staphyliniden, die Trilobitideidae. Außer der von Raffray bei *Dorylus helvolus* L. in der Kapkolonie entdeckten Art, *Trilob. mirabilis* Raffr., sind seither noch zwei Arten beschrieben worden, *Trilob. paradoxus* Wasm., ebenfalls bei *Dorylus helvolus* in der Kapkolonie (Dr. Brauns !) und *Trilob. insignis* Wasm. bei *Anomma Wilverthi* Em. am oberen Kongo (P. H. Kohl !)[2]. Hierzu kommt noch eine neue, 1910 von P. Kohl bei *Anomma Wilverthi* entdeckte Art. Die Beschreibung und Abbildung (Taf. X, Fig. 52) derselben folgt in der Übersicht der *Trilobitideus*-Arten im 16. Kapitel.

Die Gattung *Trilobitideus* (Taf. X, Fig. 52) stand bisher so isoliert da, daß es schwer möglich war, festzustellen, von welcher Unterfamilie der Staphyliniden sie ihren Ausgang genommen habe. Ich hatte allerdings bereits 1904 (Nr. **138**, S. 618) die Hypothese aufgestellt, daß *Trilobitideus* ein völlig aberrantes Aleocharinengenus sei, das durch extreme Anpassung an den Trutztypus der Dorylinengäste sich entwickelt habe, während die Gattungen *Mimeciton* und *Mimanomma* Wasm. (Nr. **194**) durch extreme Anpassung an den diametral entgegengesetzten biologischen Typus, den Mimikrytypus, von den Aleocharinen sich abgezweigt haben. Nun ist neuerdings in Kamerun und am oberen Kongo eine andre Gattung des Trutztypus der afrikanischen Dorylinengäste, *Phyllodinarda*, entdeckt worden, welche einen neuen Tribus der Aleocharinen bildet, der diese Unterfamilie mit den Trilobitideidae

[1] Raffray et Fauvel, Genres et espèces de Staphylinides nouveaux d'Afrique (Revue d'Entomol. XVIII. p. 1—44. Mit 1 Taf.), p. 1ff.

[2] Siehe Wasmann, Nr. 138 (1904), S. 619ff. und Taf. XXXI, Fig. 1 und 2.

verbindet. Damit ist die Aleocharinenverwandtschaft von *Trilobitideus* bestätigt worden.

Ich gebe erst die lateinischen Diagnosen der neuen Gattung und der beiden Arten. Hierauf folgen (im 13. Kapitel) die nähere Beschreibung der Morphologie von *Phyllodinarda* und endlich (im 14. Kapitel) Vergleichspunkte der Gattung *Phyllodinarda* und ihres Tribus mit andern Staphyliniden, namentlich des Trutztypus.

Phyllodinarda[1] n. gen.

(Taf. IX, Fig. 35—44 und Taf. X, Fig. 45—51.)

Corporis forma omnino deplanata et expansa, quasi foliiformis, ceterum *Dinardae* similis. Capitis vertex supra visibilis, ceterum caput angulo acuto in faciem inferiorem corporis deflexum. Oculi magni, infra positi. Frons in facie inferiore corporis sita, carinata et versus coxas anteriores producta, ita ut os coxas fere attingat. Antennae (Taf. IX, Fig. 39) 11-articulatae, geniculatae, sub capite occultae, art. 1° longe scapiformi, ab articulo 3° clavam crassam fusiformem formantes. Os liberum. Prothorax totus corneus, deplanatus, longitudine fere triplo latior, margine antico emarginato, verticem circumdante, postico utrimque profunde sinuato, angulis anticis omnino rotundatis, posticis acute productis et elytrorum humeros circumdantibus, lateribus elevatis et acutis. Scutellum perparvum, triangulare. Elytra deplanata, sutura haud connata, thorace multo breviora sed vix latiora, valde transversa, margine postico utrimque profunde exciso, angulis posticis acute productis et abdominis basim circumdantibus, lateribus elevatis et peracutis, infra epipleuris latissimis. Alae satis magnae (Taf. X, Fig. 45). Abdomen deplanatum, triangulare (apicem versus valde angustatum), basi utrimque rotundatum, late sed levissime marginatum. Totum corpus supra valde setosum, setis in capite (Taf. X, Fig. 48), thorace et elytris apicem versus incrassatis (Keulenborsten). Pedes breves, coxae omnes contiguae, anticae conicae, mediae disciformes, posticae transversae. Femora lata, compressa, intus ad recipiendas tibias excavata (Taf. X, Fig. 46 und 47). Tibiae apicem versus angustatae, apice bispinosae. Tarsi antici 4-, medii et postici 5-articulati, art. 1° posteriorum elongato.

Auf diese Gattung muß der Tribus der *Phyllodinardini* innerhalb der Unterfamilie der Aleocharinae gegründet werden, wie aus dem unten folgenden Vergleich mit andern systematischen Abteilungen der Staphyliniden hervorgehen wird.

[1] Blattförmige *Dinarda.*

Die Gattung umfaßt bisher zwei sehr ähnliche Arten aus dem tropischen Afrika:

Phyllodinarda xenocephala n. sp.

(Taf. IX, Fig. 35 und 36.)

Rufobrunnea vel rufa, valde nitida, lateribus prothoracis et elytrorum rufotestaceis, capite (i. e. vertice capitis desuper visibili) nigropiceo vel nigro, fascia media longitudinali lata prothoracis nigropicea, elytris praeter marginem basalem anguste et lateralem late rufotestaceos nigropiceis, linea longitudinali media abdominis late picea vel nigropicea; antennis, pedibus et facie inferiore corporis tota rufobrunneis. Long. corp. 5—5,5 mm, latit. elytrorum 2,2—2,5 mm.

Bei *Anomma Sjöstedti* Em. und deren var. *rufescens* Wasm. zu Groß-Batanga und Lolodorf in Kamerun von Herrn Geo Schwab und Miss Makenzie 1912—1913 in mehreren Jagdzügen dieser Treiberameise gefangen. Der Artname deutet auf die Ähnlichkeit der Kopfbildung mit der Gattung *Xenocephalus* Wasm. hin. Die mit Gelbgrünscheibe Zeiss aufgenommene Photographie Taf. IX, Fig. 35 gibt die Färbungsverhältnisse der Art ziemlich gut wieder.

Phyllodinarda Kohli n. sp.

(Taf. IX, Fig. 37—44 und Taf. X, Fig. 45—51.)

Praecedenti simillima, sed paulo latior et magis nitida; differt praecipue colore magis uniformi. Rufa, etiam capite rufo, lateribus prothoracis et elytrorum haud rufotestaceis sed rufis, fascia media longitudinali prothoracis angustiore, dilute picea vel nigropicea, elytris in medio tantum macula triangulari communi dilute picea vel nigropicea, abdomine in tergitis tantum mediis (2° 3°que liberis) macula picea media instructis. Long. corp. 5,2—6 mm, latit. elytror. 2,5—2,7 mm.

Bei *Anomma Wilverthi* Em. zu St. Gabriel bei Stanleyville am oberen Kongo von P. Herm. Kohl 20. August, 29. August 1910 usw. in verschiedenen Jagdzügen dieser Ameise in Anzahl gefangen.

Die angegebenen Färbungsunterschiede beziehen sich selbstverständlich auf die vollkommen ausgefärbten Exemplare. Unausgefärbte Individuen verschiedener Reifestadien liegen ebenfalls von beiden Arten vor, woraus hervorgeht, daß diese merkwürdigen Gäste in den Nestern der Treiberameisen ihre Entwicklung durchmachen und ihre Wirte schon sehr früh auf deren Jagdzügen begleiten.

13. Näheres zur Morphologie von *Phyllodinarda.*

(Hierzu Taf. IX, Fig. 35—44, Taf. X, Fig. 45—51.)

Da beide Arten untereinander sehr ähnlich sind, gelten die hier folgenden morphologischen Einzelheiten für beide, soweit nicht das Gegenteil bemerkt wird. Die meisten Präparate sind *Ph. Kohli* entnommen, da von dieser eine größere Anzahl Exemplare zur Verfügung stand.

a. Kopf, Fühler, Mundteile.

(Vgl. Taf. IX, Fig. 35—44.)

Von oben ist nur der Scheitelteil des Kopfes sichtbar, der beiderseits von den Vorderwinkeln des Halsschildes begrenzt wird, so daß die Halsschildseiten einen Bogen mit dem Vorderrande des Scheitels bilden. Bei durchfallendem Licht sieht man an den Kanadabalsampräparaten, daß der Hinterrand des Kopfes (*kr* in Taf. IX, Fig. 38) sich unter den Vorderrand des Halsschildes fortsetzt und von diesem bedeckt wird. Die sehr kurzen Seitenränder des frei sichtbaren Scheitelteils sind durch einen schwachen, aber auch auf der Photographie (Taf. IX, Fig. 37) deutlich erkennbaren Ausschnitt (*au*) vom Vorderrand des Scheitels getrennt. Die Ausschnittstelle ist dort, wo ein kleines Stück der auf der Unterseite liegenden Facettenaugen von oben her sichtbar wird. Im übrigen scheinen die Augen auf der Oberseite nur durch ihre schwarze Färbung durch die Chitindecke des Kopfes durch.

Die eigentümlichen Keulenborsten, mit denen der Scheitelteil des Kopfes dicht besetzt ist (Taf. X, Fig. 48), werden unten im Abschnitte d behandelt werden.

An dem mit Alaunkarmin gefärbten Übersichtspräparat von *Phyllod. Kohli*, dessen Vorderkörper bei durchfallendem Licht photographiert wurde (Taf. IX, Fig. 37 und 38), sieht man in der Mitte des Scheitels das relativ kleine Gehirn (*g*, Oberschlundganglion), von diesem ausgehend die stark entwickelten, dick spindelförmigen optischen Ganglien (*no*, Nervi optici) beiderseits zu den Augen (*au*) hinziehend. Unmittelbar vor diesen Ganglien, nahe dem Innenrande der Augen, liegen die Insertionsstellen der Fühlerschäfte (*i*). Zum besseren Verständnis der Photographie Taf. IX, Fig. 37 gebe ich eine Kamerazeichnung desselben Präparates mit den nämlichen Buchstaben (Taf. IX, Fig. 38). Ein Vergleich dieser beiden Figuren mit der bei auffallendem Lichte photographierten Unterseite von *Ph. xenocephala* (Taf. IX, Fig. 36) orientiert leicht über die Lage der Kopfteile. Die fast halbkreisförmige,

durch eine punktierte Linie begrenzte, mit *vp* bezeichnete Platte in Taf. IX, Fig. 38 oberhalb der Mitte des hinteren Kopfrandes ist der stark muskulöse Hals, durch den der Kopf auf der Unterseite des Vorderrandes des Prothorax befestigt ist; auf der Photographie Taf. IX, Fig. 37 ist er nicht sichtbar, weil er in einer höheren Einstellungsebene liegt. Obwohl diese Scheibe morphologisch als Präsegment des Prothorax (Vorplatte, Börner 1903) zu betrachten ist, mußte sie hier bei Beschreibung des Kopfbildes erwähnt werden.

Bei Seitenansicht des Kopfes zeigt sich der Vorderrand des Scheitels in Form eines schmalen, scharfrandigen Kieles nach unten umgeschlagen. Auf der Unterseite (Taf. IX, Fig. 36 und 38) liegen die großen nierenförmigen Augen, die bis auf eine schmale Ausschnittstelle (*au* in Taf. IX, Fig. 37) ringsum vom Kopfrande umgeben und daher völlig geschützt sind. Sie sind außerordentlich fein facettiert, mit einer sehr großen Zahl (mehrere Hundert) äußerst kleiner Facetten. Wegen der Kleinheit der letzteren ist die Cornea des Auges scheinbar eben. In dem Alaunkarminpräparat Taf. IX, Fig. 37 sieht man bei starker Vergrößerung eine sehr große Zahl feiner Stäbchen strahlenförmig zu den Facetten hinziehen; dasselbe Bild zeigte sich auch auf den Schnittserien. Die umgeschlagene Stirn des Kopfes ist zwischen den Insertionsstellen der Fühler schnauzenförmig nach hinten (gegen die Vorderhüften) vorgezogen und hoch längsgekielt (Taf. IX, Fig. 36 und 38 *s*). Die Mundteile liegen an der Spitze der Schnauze und sind nur vom Clypeus von oben bedeckt. Sie liegen also frei, d. h. nicht unter einer Kinnplatte verborgen wie bei *Trilobitideus*, sind aber wegen ihrer fast senkrechten Lage über den Vorderhüften schwer abzupräparieren, namentlich die Unterlippe.

Die elfgliedrigen Fühler (Taf. IX, Fig. 36, 39 und *at* in Fig. 37) sind kräftig entwickelt und stark gekniet. Die Fühlerschäfte entspringen nahe dem Innenrande der Augen und konvergieren zu beiden Seiten des Stirnkiels gegen die Spitze der Schnauze, sind also nach hinten gerichtet, während die Fühlergeißeln in einem spitzen Winkel seitwärts nach außen sich wenden (Taf. IX, Fig. 39). Für gewöhnlich sind sie daher ganz auf der Unterseite verborgen, so daß höchstens die Fühlerspitzen seitlich von oben sichtbar werden. Der Fühlerschaft ist lang cylindrisch, leicht gebogen, 490—530 μ lang, etwas mehr als halb so lang wie die Fühlergeißel, die 900—950 μ mißt; der Schaft beträgt also ein Drittel von der Gesamtlänge des Fühlers. Das 2. Fühlerglied (das 1. Glied der Geißel) ist doppelt so lang wie breit, das 3. so lang wie breit. Mit dem 4. Glied beginnt die Verdickung des Fühlers zu einer

drehrunden (nicht abgeplatteten) Keule, die ihre größte Breite im 10. Gliede erreicht. Glied 4—10 sind stark quer und nehmen an Breite zu, werden aber zugleich gegen die Spitze hin auch etwas länger; das 4. Glied ist daher doppelt so breit wie lang, das 5.—9. dreimal so breit wie lang, das 10. trotz seiner größeren absoluten Breite nur doppelt so breit wie lang. Das Endglied (11.) ist stark verlängert, stumpf kegelförmig, so lang wie die vier vorhergehenden Glieder zusammen. Die ganze Fühlerkeule ist fein gelb behaart.

Die Mundteile (Taf. IX, Fig. 40—44) sind im Verhältnis zur Körpergröße auffallend klein, namentlich die Unterlippe und Unterkieferladen. Die Form der Mundteile deutet auf eine parasitisch-räuberische Lebensweise an der Brut der Wirtsameisen hin.

Die Oberkiefer (Taf. IX, Fig. 40) sind kurz und scharf hakenförmig, 450 μ lang, mit starken Muskelbündeln an ihrer Basis. Der eine der beiden Oberkiefer hat in der Mitte des Innenrandes ein kleines Zähnchen, der andre an derselben Stelle eine kleine Kerbe. Die Oberlippe (Taf. IX, Fig. 41) ist am Vorderrande mehrmals ausgebuchtet, so daß zwei breit gerundete Seitenlappen und zwei schmalere Mittellappen entstehen, die wiederum durch einen sehr kleinen und kurzen Lappen voneinander getrennt sind. Rechnet man letzteren mit, so ist die Oberlippe als fünflappig zu bezeichnen. Die Unterkiefer (Taf. IX, Fig. 42 m^1 und m^2) sind relativ schmal und kurz; die äußere Lade (m^2) ist nur wenig länger als die innere, am Innenrande und an der Spitze bewimpert; die innere Lade (m^1) ist am ganzen Innenrande dicht bewimpert, die Wimpern gehen gegen die Spitze zu allmählich in gekrümmte Borsten über, welche von den sehr feinen Dornhaken der Spitze kaum zu unterscheiden sind. Die Länge der inneren Lade beträgt 360 μ. Die Kiefertaster (Taf. IX, Fig. 42, m^3) sind viergliedrig, relativ kurz, das 3. Glied fast doppelt so lang wie das 2., gegen die Spitze ein wenig verdickt, das 4. Glied nur ein Viertel von der Länge des 2., schmal kegelförmig.

Die Unterlippe (Taf. IX, Fig. 43 und 44) wurde an vier Präparaten von *Phyllod. Kohli* und einem von *xenocephala* verglichen. Die Lippentaster (*lp*) sind relativ kurz und schmal, dreigliedrig; das 1. Glied ist um die Hälfte länger als das 2.; das 3. ist von der Länge des 2., aber nur halb so breit, gekrümmt cylindrisch, an der Spitze nicht verengt, sondern etwas erweitert. Taf. IX, Fig. 44 zeigt auch die feine Innervation des 3. Gliedes. Der Vorderrand der Unterlippe ergab teilweise verschiedene Bilder auf verschiedenen Präparaten. Als Normalbild für beide Arten, deren Präparate hierin übereinstimmen, ist

Taf. IX, Fig. 43 zu betrachten: die Zunge (*z*) ist sehr kurz, seitlich nach vorn verengt, ihr Vorderrand tief ausgeschnitten, also kurz zweilappig. Die Nebenzungen (*p*) sind nicht länger als die Zunge, schmal, schwach bewimpert und gleich der Zunge nur wenig über den Vorderrand der Unterlippe vorragend. Bei einem andern Präparate von *Phyll. Kohli* (Taf. IX, Fig. 44) sind die Zunge und Nebenzungen zurückgezogen, so daß nur ihre Spitzen am Vorderrand der Unterlippe sichtbar werden, während ein breiter, halbkreisförmiger, in der Mitte warzenartig verdickter und an den Seiten gefalteter Hautlappen (*l*) über den ganzen Vorderrand sich ausbreitet. Es handelt sich hier wahrscheinlich um ein vorstülpbares Hautgebilde, das zum Auflecken der Nahrungsflüssigkeit dient.

b. Halsschild, Flügeldecken und Flügel.

(Taf. IX, Fig. 35—38 und Taf. X, Fig. 45, 49.)

Der Prothorax (Taf. IX, Fig. 35—38) ist sehr breit, zweieinhalbmal so breit wie lang, flach ausgebreitet, die Scheibe schwach erhaben und die Seitenränder schwach aufgebogen, aber scharfkantig; durch die Aufbiegung der Ränder sind die Seiten des Halsschildes breit und flach ausgehöhlt. Der Vorderrand ist seicht ausgerandet, den Hinterrand des Kopfes bedeckend, während die Seiten einen nur schwach unterbrochenen Bogen mit dem Vorderrand des Scheitels bilden. Die Vorderwinkel sind vollkommen gerundet, die Seiten in einem sehr flachen Bogen nach hinten erweitert, gegen die Basis hin fast parallel. Die Hinterecken sind spitzwinklig nach hinten vorgezogen und umfassen die Schultern der Flügeldecken. Der Hinterrand des Halsschildes ist jederseits breit und tief ausgebuchtet und schließt sich eng an den in der Mitte ausgebuchteten Vorderrand der Flügeldecken an. Die Halsschildform ist jener von *Dinarda* Mannh. und *Rhoptrodinarda* Brauns am ähnlichsten, aber bedeutend breiter und seitlich stärker ausgehöhlt und aufgebogen.

Die Keulenborsten der Oberseite des Prothorax werden unten (im Abschnitt d) eigens behandelt werden. Die Unterseite ist dichter mit feinen, anliegenden, kürzeren gelben Börstchen besetzt, die eine normale, zugespitzte Gestalt haben.

Die Unterseite des Prothorax ist ganz hornig und erstreckt sich ohne Andeutung einer Naht als einheitliche, fast ebene Fläche von den scharfen Seitenrändern des Halsschildes bis an die central gelegenen Vorderhüften, diese unmittelbar berührend. Das Stigma der Vorderbrust liegt als kleiner, offener Punkt unmittelbar neben den Vorder-

hüften. In der ganz hornigen Unterseite des Prothorax hat *Phyllodinarda* große Ähnlichkeit mit *Trilobitideus* Raffr. Wenn man jedoch die Unterseite des Halsschildes von *Dinarda* vergleicht, so zeigt sich, daß auch hier die Epipleuren stark verbreitert sind, und daß die bei *Phyllodinarda* vorliegenden Verhältnisse nur eine Steigerung der schon bei *Dinarda* vorhandenen sind. Vor den Vorderhüften ist ein sehr kurzes, rundes, flach gewölbtes Prosternum sichtbar, während *Dinarda* ein dreieckiges, ebenes Prosternum hat.

Das Schildchenist sehr klein, quer dreieckig, nur mit seiner Spitze unter dem Halsschild vorragend.

Die Flügeldecken (Taf. IX, Fig. 35 und Taf. X, Fig. 49) sind stark quer, zusammen wenigstens viermal so breit wie lang, nur sehr wenig breiter als das Halsschild, mit schwach gebogenen Seiten, so daß die Seitenkurve des Körpers sich vom Halsschild über die Flügeldecken kontinuierlich fortsetzt. Die Schultern sind breit gerundet und von den Hinterecken des Halsschildes umschlossen. Die Flügeldecken sind viel kürzer als das Halsschild, an der Naht kaum mehr als halb so lang als letzteres, an den Seiten etwas länger. Die Scheibe der Flügeldecken ist flach gewölbt wie das Halsschild, die Seiten breit und flach ausgehöhlt und aufgebogen mit scharf gekielten Rändern. Der Hinterrand ist fast gerade, aber die Hinterecken spitz nach hinten vorgezogen, die Hinterleibsbasis umgebend; in der Bildung der Hinterecken zeigt sich wiederum die Ähnlichkeit mit *Dinarda* und *Rhoptrodinarda*. Die Naht der Flügeldecken ist normal, nicht verwachsen wie bei *Trilobitideus*. An der abpräparierten Flügeldecke (Taf. X, Fig. 49) zeigt sich, daß der nach unten umgeschlagene Seitenrand sehr breit ist und die Mitte der Oberseite der Flügeldecken erreicht; es sind somit »stark verbreiterte Epipleuren« vorhanden.

Die Keulenborsten, die auch auf den Flügeldecken in großer Zahl sich finden, werden unten (im Abschnitt d) eigens behandelt werden.

Die Flügel (Taf. X, Fig. 45) sind gut entwickelt und weichen vom gewöhnlichen Typus der Staphylidenflügel[1] nur durch eine geringe Verkürzung und etwas schwächere Entwicklung der Adern ab. Der Besitz von Flügeln erleichtert die Verbreitung der Art, indem die *Phyllodinarda* nicht bloß zu Fuß in den *Anomma*-Scharen mitlaufen, sondern auch im Fluge neue Kolonien der Treiberameisen aufsuchen können.

---

[1] Siehe Ganglbauer, Käfer Mitteleuropas. Bd. II, S. V.

c. Hinterleib, Oberflächenskulptur, Beine.

Der Hinterleib (Taf. IX, Fig. 36, 37) ist flachgedrückt, spitz dreieckig, in ausgestreckter Haltung nur wenig länger als der Vorderkörper. Es sind sechs freie Dorsalsegmente von oben sichtbar. Das erste derselben, das die Basis des Hinterleibes bildet, ist seitlich gerundet verengt und von den Hinterecken des Halsschildes umgeben, so daß eine geschlossene Umrißkurve des ganzen Körpers entsteht, die eine spitz blattförmige Trutzgestalt darstellt. Der Hinterleib ist seitlich breit gerandet, die Innenrandlinie jedoch nur sehr fein, die Außenrandlinie scharf gekielt, die Seiten nicht aufgebogen, sondern völlig flach. Die einzelnen Tergite sind mit mehreren Querreihen langer, dicker, nach hinten gerichteter Borsten besetzt, von denen jedoch nur jene der Basalregion des Hinterleibes an der Spitze abgestutzt, die hinteren allmählich immer deutlicher zugespitzt sind. Die Färbung dieser Borsten ist nicht schwärzlich wie jener des Vorderkörpers, sondern gelblich. An der Basis der einzelnen Tergite steht zwischen den langen Borsten eine Querreihe feiner und kürzerer, niederliegender, gelber, zugespitzter Börstchen.

Die Oberflächenskulptur ist auf dem Hinterleibe wie auf dem Vorderkörper stark glänzend und glatt, wie lackiert. Da jedoch die Basis der langen Borsten papillenförmig vorspringt, ist die Körperoberfläche nicht eben, sondern deutet eine ehemalige rauhe, raspelartige Skulptur an, wie sie bei *Dinarda* und manchen ihrer Verwandten vorhanden ist. Die ganze Unterseite ist mit kürzeren, gelben, fast anliegenden Borsten besetzt, die auf dem Bauche viel dichter stehen als auf der Unterseite des Vorderkörpers und auch länger und dicker sind als dort, aber sämtlich die normale, zugespitzte Gestalt haben. Die schmale Basis des Hinterleibes ist zwischen den Hinterhüften nicht gekielt.

Die Beine von *Phyllodinarda* (Taf. X, Fig. 46 und 47) sind zwar viel kräftiger entwickelt als bei *Trilobitideus*, aber immerhin relativ kurz, so daß nur von dem hinteren Beinpaare die Schienenspitzen unter dem Körper vorragen, von den vorderen bloß die Tarsenspitzen. Die Form und Stellung der Hüften, die sämtlich paarweise aneinanderstoßen, ist ähnlich wie bei *Trilobitideus*. Die Vorderhüften (Taf. X, Fig. 46) sind fast so lang wie die Schenkel, lang kegelförmig, die Mittelhüften fast scheibenförmig, plattgedrückt, die Hinterhüften stark quer, fast halbmondförmig. Die Form der Hinterhüften weicht völlig ab von *Dinarda*, bei der sie länglich walzenförmig sind. — Schenkel,

Schienen und Tarsen sind relativ kurz. Die Schenkel sind breit, plattgedrückt, etwas gebogen und ihr Innenrand tief gerinnt zur Aufnahme der Schienen (Taf. X, Fig. 46 und 47). Die Schienen sind gegen die Spitze verengt, mit zwei Enddornen, von denen der eine ein wenig höher steht als der andre. Schienen und Tarsen sind gelb beborstet; die Beborstung der Schienen ist kürzer als jene der Tarsen. Die Vordertarsen sind viergliedrig, die Mittel- und Hintertarsen fünfgliedrig (wie bei *Allodinarda* und *Rhoptrodinarda*). An den Vordertarsen (Taf. X, Fig. 46) sind die drei ersten Glieder kurz, unter sich von gleicher Länge, das Klauenglied etwas länger als alle vorhergehenden zusammen. An den Mitteltarsen ist das 1. Glied um die Hälfte länger als das 2., das 2.—4. unter sich gleich lang, wenig länger als breit, das Klauenglied nur so lang wie die drei vorhergehenden zusammen. An den Hintertarsen (Taf. X, Fig. 47) ist das 1. Glied stark verlängert, so lang wie die drei folgenden zusammen, welche doppelt so lang wie breit sind; das Klauenglied ist so lang wie das 1. Glied, also relativ bedeutend verlängert. Die zwei Klauen aller Tarsen sind dünn, sehr nahe beisammen stehend.

Äußere Geschlechtsunterschiede konnte ich an den vorliegenden zahlreichen Exemplaren beider Arten nicht finden.

d. Die Keulenborsten von Kopf, Halsschild und Flügeldecken.

(Taf. IX, Fig. 35, 37 und Taf. X, Fig. 48, 49.)

Die Oberseite des ganzen Vorderkörpers von *Phyllodinarda* ist mit eigentümlichen, nach vorn allmählich verdickten Keulenborsten besetzt (Taf. IX, Fig. 35). Ihre Form und Struktur ist wesentlich dieselbe auf Kopf, Halsschild und Flügeldecken; nur ihre Länge ist etwas verschieden, indem jene des Kopfes ein wenig kürzer sind (160 μ lang mit dem Ocularmikrometer gemessen) und relativ ein wenig stärker verdickt als jene auf Halsschild und Flügeldecken, die 180 μ messen. Am Kopf (Taf. IX, Fig. 35, 37) stehen sie nur auf dem Scheitel und dem umgeknickten Vorderrand desselben. Bei stärkerer Vergrößerung (Taf. X, Fig. 48) zeigt sich, daß diese Keulenborsten in ihrer ganzen Länge von einem breiten Kanal durchsetzt sind, der mit einer äußerst feinkörnigen Substanz, anscheinend einem vertrockneten Drüsensecret, gefüllt ist. Es handelt sich wahrscheinlich um Stinkborsten, die zur Abwehr dienen. Das apicale Ende der Borste ist in zahlreiche feine Spitzen zerschlissen, wodurch das Trichom das Aussehen eines Pinsels erhält und gewissen Schmetterlingsschuppen ähnlich wird. Jede

Borste entspringt aus einer kleinen papillenförmigen Erhöhung der Chitindecke. Taf. X, Fig. 48 zeigt eine Gruppe dieser Borsten am Vorderrand des Scheitels bei 156facher Vergrößerung (nur die nach vorne gerichteten Borsten des Bildes sind in ihrer natürlichen Lage). Unter der Basis der Borsten liegen Gruppen von Drüsenzellen, die unten (im Abschnitt e) eigens behandelt werden sollen.

Die Färbung der Keulenborsten von Kopf, Halsschild und Flügeldecken ist schwarz und unterscheidet sie dadurch von den symphilen Exsudattrichomen, welche stets gelb, gelbrot oder rot sind. Letztere, z. B. die Borsten der gelben Haarbüschel von *Lomechusa* und *Claviger*, die roten oder rotgelben Haarbüschel oder Haarpinsel von *Paussus*, weisen ferner kein mit Secret gefülltes Lumen auf wie die Keulenborsten von *Phyllodinarda*, sondern dienen als Reizorgane und Verdunstungsorgane des symphilen Exsudates bei Beleckung der Trichome durch die Wirte (Nr. **134**). Auch diese Unterschiede sprechen dafür, daß die Drüsenborsten von *Phyllodinarda* defensive Stinkborsten sind; desgleichen die ein Schutzdach des Kopfes bildende Anordnung jener Borsten.

Die Anordnung der Borsten des Kopfes ist folgende. An den Seiten des Scheitels bis zum Augenausschnitt (*au* in Taf. IX, Fig. 37) stehen jederseits zwei Reihen von je vier Borsten übereinander, die obere Reihe nach außen (seitlich), die untere nach vorn gerichtet. Auf der bogenförmigen Verbindungslinie der beiderseitigen Augenausschnitte stehen achtzehn Borsten, die äußeren schräg nach außen, die inneren senkrecht nach oben gerichtet. Auf dem Scheitel, zwischen der ebenerwähnten Querreihe und dem Vorderrande, steht eine Gruppe von zwölf Borsten, die schräg nach innen und oben gerichtet sind und daher beiderseits konvergieren; sie bilden drei Querreihen, von denen die hinterste nur zwei Borsten zählt. Auf dem umgeknickten Scheitelrande stehen endlich dicht übereinander drei Querreihen von je 12—16 Borsten, die nach vorn gerichtet sind. Die Gesamtzahl der Keulenborsten des Kopfes beträgt somit ungefähr 80—90. Aus ihrer Anordnung geht hervor, daß sie zum Schutze des Kopfes gegen Angriffe von oben, von vorn und von der Seite dienen sollen.

Auf dem Prothorax (Taf. IX, Fig. 35, 37) stehen die Keulenborsten nicht so dicht wie auf dem Kopf, sind aber wegen der viel größeren Oberfläche des Halsschildes absolut etwa doppelt so zahlreich (etwa 160). Sie sind in gleichen Abständen voneinander ziemlich regelmäßig verteilt. Die Borsten der Mittellinie sind fast senkrecht nach oben gerichtet, die seitlich auf der Scheibe stehenden schräg nach oben und

außen, die nahe dem Rande stehenden schräg nach hinten; die letzteren sind kaum aufgerichtet, sondern stark niedergebogen. Die Basis sämtlicher Borsten ist papillenartig erhaben wie auf dem Kopf.

Auch die ganze Oberseite der Flügeldecken (Taf. IX, Fig. 35) ist mit Keulenborsten besetzt, welche denen des Halsschildes in Gestalt und Länge (180 μ) gleichen, auch ungefähr ebenso dicht stehen wie dort und gleichfalls eine papillenförmig erhabene Basis besitzen. Sie sind jedoch sämtlich nach rückwärts gerichtet, in der Nahtregion steiler aufstehend, an den Seiten stark geneigt. Die Zahl der Borsten beträgt etwa 60 auf jeder Flügeldecke (vgl. Taf. X, Fig. 49).

e. Die Drüsenzellen an der Basis der Keulenborsten von Flügeldecken, Halsschild und Kopf von *Phyllodinarda Kohli.*

(Taf. X, Fig. 49—51.)

Über die Gestalt dieser Keulenborsten, ihre Anordnung und Zahl auf Kopf, Halsschild und Flügeldecken siehe oben. Schon aus der Beschreibung der Borsten ging hervor, daß es sich um echte Drüsenhaare handeln muß, da sie hohl und an der Spitze offen sind und ihr Lumen ein äußerst feinkörniges Secret aufweist (Taf. X, Fig. 48).

Für das Drüsengewebe, das an der Basis dieser Keulenborsten liegt, erhielt ich an Übersichtspräparaten der relativ dünnen Flügeldecken[1], die mit Hämatoxylin oder mit Hämalaun-Eosin gefärbt worden waren, übersichtlichere und zusammenhängendere Bilder als auf den Schnittserien. Auch die Übersichtspräparate der Borstenregion des Halsschildes und des Kopfes lieferten im wesentlichen übereinstimmende Bilder. Zur Kontrolle wurden auch Schnittserien verwandt.

Schon die Photographie Taf. X, Fig. 49, die von einem fast ausgefärbten Exemplare stammt und eine mit Hämatoxylin (Grenacher) gefärbte Flügeldecke darstellt, zeigt bei 24facher Vergrößerung die äußerst zahlreichen Drüsenzellen als winzige, eiförmige, dunkle Punkte, die meist von einem hellen Mittelstrich durchzogen sind. Ihre durchschnittliche Länge beträgt (mit dem Ocularmikrometer bei Obj. Zeiss D und Huyg. Ocul. 3 gemessen) 28—30 μ in der Flügeldecke des ausgefärbten Tieres, aber nur 23—25 μ in derjenigen des frischentwickelten. Sie haben eine birnförmige bis lanzettförmige Gestalt, selten eine nierenförmige. Das helle Bläschen, das sie durchzieht, zeigt bei starker Vergrößerung einen feinen centralen Sammel-

[1] Über adipoide Drüsenzellen des symphilen Exsudatgewebes in den Rippen der Flügeldecken von *Chaetopisthes Assmuthi* (nicht *Heimi*) Wasm. siehe Nr. 134, S. 267, Fig. 18—20.

kanal, der an dem zugespitzten Ende der Zelle in einen Ausfuhrkanal mündet. Die nierenförmigen Zellen haben ein stark gekrümmtes Bläschen. Ein Übersichtsbild mehrerer Gruppen dieser Drüsenzellen in der nämlichen Flügeldecke wie Taf. X, Fig. 49 gibt die Photographie Taf. X, Fig. 50 bei 166facher Vergrößerung. Die Drüsenzellen sind in unregelmäßigen Gruppen um die Basis der Keulenborsten geordnet und kehren ihre Spitze mit dem Ausfuhrkanal meist einer Borstenbasis, oder, wo diese bei der Präparation abgebrochen ist, einer dadurch entstandenen großen Pore zu. An einzelnen Stellen ließen sich die Sammelkanälchen der einzelnen Drüsenzellen, wo diese nahe um eine Borstenbasis herumlagen, bis an dieselbe getrennt verfolgen; diese Bilder sehe ich als die maßgebenden an. In anderen Fällen dagegen bilden die Drüsenzellen trauben- oder ährenförmige Gruppen, welche *Pseudoacini* gleichen und ihre Ausführungsgänge zu gemeinschaftlichen Kanälen zu vereinigen scheinen. In Wirklichkeit verlaufen sie auch in diesen Fällen nur nahe beisammen, ohne sich durch Anastomosen zu vereinigen. Ich sehe jene Drüsenzellen daher als Systeme einzelliger Hautdrüsen an, die aus der Umwandlung von Hypodermiszellen hervorgegangen sind. Ihre Zahl beträgt in jeder Flügeldecke an 600.

Die Schwierigkeit, die Ausfuhrkanälchen der einzelnen Drüsenzellen zu verfolgen, wird dadurch erhöht, daß ein reichverzweigtes Tracheennetz die Flügeldecken durchzieht, dessen Stamm von der Einlenkungsstelle der Flügeldecke ausgeht und von seinen größeren Ästen in allen Richtungen zahlreiche feine Zweige aussendet, welche die Drüsenzellen, die an ihnen gleichsam aufgehängt sind, umgeben. Die Sammelkanälchen schließen sich an diese Tracheenzweige oft so enge an, daß das Bild vorgetäuscht wird, als ob sie zu einem Röhrensystem sich vereinigten. In andern maßgebenden Fällen ließ sich dagegen deutlich feststellen, daß der feine Ausfuhrgang an der Spitze einer Drüsenzelle nicht mit einem Tracheenzweig sich vereinigte, sondern getrennt von diesem verlief.

In der Flügeldecke eines ganz frisch entwickelten Exemplars von *Ph. Kohli*, die mit Hämalaun-Eosin gefärbt worden war, zeigen sich im wesentlichen dieselben Bilder, nur mit dem Unterschiede, daß hier die Aufhängung der Drüsenzellen an den feinen Tracheenzweigen weit stärker ausgeprägt ist. In den Drüsenzellen selber (Taf. X, Fig. 51) zeigt sich das Bläschen nicht so scharf abgegrenzt wie bei dem ausgefärbten Exemplar (Taf. X, Fig. 50); der centrale Sammelkanal in der Mitte des Bläschens ist jedoch bei stärkerer Vergrößerung deutlich

sichtbar; der Kern ist meist rundlich und mittelgroß. Ferner ist die Größe der Zellen geringer als beim ausgefärbten Exemplar (siehe S. 339). Ich gebe die Photographie einer kleinen Gruppe von Drüsenzellen aus diesem Präparat, die zu einer Borstenbasis hinziehen, in Taf. X, Fig. 51 bei 800facher Vergrößerung (Zeiss Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30, Compensatoc. 6).

Im Prothorax finden sich ähnliche Verhältnisse bezüglich der Drüsenzellen an der Basis der Keulenborsten. Die kleinen, auf der Unterseite des Halsschildes stehenden Börstchen, die oben S. 334 erwähnt wurden, haben keine Beziehung zu den Drüsenzellen. Außer den Drüsenzellengruppen an der Basis der Keulenborsten zeigen sich nahe dem Seitenrande des Halsschildes einfache Reihen von isoliert stehenden, etwas längeren und spitzeren Drüsenzellen, welche ihre Ausfuhrgänge gegen den Thoraxrand richten. Letzterer ist, wie auch auf den Schnittserien sich bestätigte, von zahlreichen feinen Porenkanälen durchbohrt.

Im Kopf ist die Zahl der Drüsenzellen an der Borstenbasis eine relativ noch größere auf demselben Flächenraum, weil hier die Keulenborsten viel enger beisammen stehen. Die Drüsenzellen selbst sind ein wenig größer und chromatinreicher als jene der Flügeldecken.

Daß die Drüsenborsten von *Phyllodinarda* nicht einer symphilen Exsudatfunktion dienen, sondern als defensive Organe, wahrscheinlich als Stinkborsten aufzufassen sind, wurde bereits oben (S. 338) ausgeführt. Die Drüsenzellen der Keulenborstenregion sind im Vergleich zu den Drüsenzellen des symphilen Exsudatgewebes von *Claviger, Paussus* und *Chaetopisthes* (Nr. **134**[1]) viel weniger hoch spezialisiert, ferner erheblich kleiner und weit einförmiger in ihrer Gestalt und Anordnung; sie stellen somit einen einfacheren Typus von Hautdrüsen dar als jene. Auf eine nähere histologische Beschreibung des Drüsengewebes von *Phyllodinarda* einzugehen, liegt nicht im Zwecke dieser Arbeit.

14. Vergleich der Gattung *Phyllodinarda* mit anderen Gattungen und Gruppen der Staphyliniden, speziell des Trutztypus.

a. Vergleich mit *Trilobitideus* Raffr. und der Unterfamilie der Trilobitideinae (Trilobitideidae Fauv.).

Übereinstimmende Merkmale:

Die blattförmig flache, vollkommen geschlossene, vorn breit gerundete, hinten zugespitzte Körpergestalt, die den »Habitus« beider

[1] Vgl. auch die in der Einleitung von Nr. **205** erwähnten Arbeiten von Krüger und Reichensperger.

Gattungen sehr ähnlich macht und durch die seitliche Erweiterung des Vorderkörpers an *Cossyphus, Cossyphodes, Cossyphodinus* erinnert. Ferner der unten ganz hornige Prothorax und die sehr breiten Epipleuren der Flügeldecken. Die sämtlich aneinander stoßenden Hüften und die allgemeine Form derselben. Dei an der Basis der Ventralseite zwischen den Hinterhüften nicht gekielte Hinterleib.

Trennende Merkmale:

Der Kopf ist bei *Trilobitideus* (Taf. X, Fig. 52) sehr groß, scheibenförmig, halbkreisförmig ausgebreitet; die Unterseite ganz flach, mit einer vom Vorderrande des Kopfes weit entfernten halbkreisförmigen Kinnplatte in der Mitte, unter welcher die nach vorn gerichteten Mundteile verborgen sind. Die Fühler sind zehngliedrig[1], nicht gekniet, mit stark plattgedrückter, fünfgliedriger Endkeule, an den Seiten der Kinnplatte verborgen, nach vorn gerichtet. Bei *Phyllodinarda* (Taf. IX, Fig. 35—38) ist nur der sehr kurze Scheitel des Kopfes von oben sichtbar, der ganze übrige Kopf in spitzem Winkel auf die Unterseite umgeschlagen, die gekielte, schnauzenförmige Stirn nach hinten (gegen die Vorderhüften) gerichtet, die Mundteile frei an der Spitze der Schnauze liegend. Die Fühler sind viel kräftiger, elfgliedrig, stark gekniet mit lang schaftförmigem 1. Gliede und vom 3. Gliede an allmählich verdickter, drehrunder Keule; der am Innenrande der Augen entspringende Fühlerschaft ist nach hinten (caudalwärts) gerichtet. — Augen fehlen bei *Trilob.* vollständig, bei *Phyllod.* sind sie sehr groß, nierenförmig, fein facettiert, auf der Unterseite des Kopfes gelegen. — Die Flügeldecken sind bei *Trilob.* verwachsen, Flügel fehlen; bei *Phyllod.* sind die Flügeldecken nicht verwachsen, Flügel vorhanden. — Die Beine sind bei *Trilob.* viel zarter und kürzer, mit sämtlich viergliedrigen Tarsen; bei *Phyllod.* sind nur die Vordertarsen viergliedrig, die übrigen fünfgliedrig. — Die Oberseite des Körpers ist bei *Trilobitideus* mit chitinösen Höckern, Quer- und Längskielen besetzt, bei *Phyllodinarda* dagegen mit Borsten, die auf dem Vorderkörper keulenförmige Drüsenhaare darstellen (vgl. Taf. IX, Fig. 35 mit Taf. X, Fig. 52).

Die trennenden Merkmale überwiegen somit die übereinstimmenden. Namentlich wegen der durchaus verschiedenen Kopfbildung kann *Phyllodinarda* nicht zu den Trilobiti-

[1] Nicht elfgliedrig, wie Raffray und Fauvel angeben. Das in Revue d'Entomol. 1899, pl. I, Fig. 6 gezeichnete, ringförmige Basalglied ist nach der Analogie mit andern Staphylinidenfühlern als Einlenkungsstelle, nicht als Fühlerglied zu betrachten. Dem ersten wirklichen Fühlerglied entspricht das zweite Glied in Raffrays Fig. 6.

deideae gestellt werden. *Trilobitideus* und *Phyllodinarda* stellen die Endpunkte zweier verschiedener Entwicklungswege zum extremsten Trutztypus dar, die wahrscheinlich beide von der Unterfamilie der Aleocharinen ausgingen. *Phyllodinarda* steht der letzteren näher und vermittelt gewissermaßen zwischen den Unterfamilien der Aleocharinae und der Trilobitideidae (richtiger »Trilobitideinae«). *Trilobitideus* kann jedoch nicht als eine »Weiterentwicklung« des *Phyllodinarda*-Typus angesehen werden, da die Kopfbildung beider eine diametral entgegengesetzte Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat; beide sind somit die Endpunkte divergenter Entwicklungswege.

b. Vergleich von *Phyllodinarda* mit der Unterfamilie der Aleocharinae.

Die übereinstimmenden Merkmale überwiegen hier die trennenden. Insbesondere die Zahl und Form der Tarsenglieder, die ein vom Trutztypus unabhängiges Merkmal ist, weist uns auf diese Unterfamilie hin. Die abweichenden Merkmale in der Bildung des Kopfes, der Unterseite des Prothorax usw. berechtigen meines Erachtens nur zur Aufstellung eines eigenen Tribus der *Phyllodinardini*.

Bei der Gattung *Mimanomma* Wasm. (s. oben Kap. 7 und 11, S. 302 ff. und 324), dem extremsten Vertreter des Mimikrytypus unter den dorylophilen Staphyliniden (s. Taf. IX, Fig. 27), lagen die Verhältnisse anders. Zwar ließ sich aus der Bildung der Tarsen und der Mundteile nachweisen, daß auch diese Gattung von den Aleocharinae ursprünglich abzuleiten ist. Aber die von sämtlichen übrigen Staphyliniden abweichenden Eigentümlichkeiten in der Form und Segmentierung des ganzen Körpers sind so bedeutend, daß ich glaubte, auf die Gattung *Mimanomma* eine eigene Unterfamilie der Mimanommatinae gründen zu müssen (Nr. **194**, S. 478).

c. Vergleich von *Phyllodinarda* mit dem »Tribus« der *Dinardini* unter den Aleocharinae[1].

Im sogenannten Habitus besteht eine unverkennbare Ähnlichkeit zwischen *Phyllodinarda* und diesem Tribus, den man richtiger bloß als »Gruppe der *Dinarda*-ähnlichen Formen« bezeichnen müßte. Zu den »Dinardaires« von Rey (1873) gehören nämlich zunächst nur die paläarktischen Gattungen *Dinarda* Mannh. und *Chitosa* Cas., die eine natürliche, stammesgeschichtliche Einheit bilden. 1901 glaubte ich in meiner Arbeit über die Stammesentwicklung der *Dinarda*-Formen (Nr. **118**,

[1] Siehe hierüber auch Nr. **207**, S. 191.

S. 706ff.) auch die neotropischen Gattungen *Fauvelia* Wasm. und *Myrmigaster* Sharp aus dem Amazonasgebiet der Anden wenigstens mit großer Wahrscheinlichkeit als wirkliche Stammesverwandte von *Dinarda* auffassen zu sollen trotz der entgegenstehenden tiergeographischen Schwierigkeiten. Die abessinische »*Dinarda*« *clavigera* Fauv. hielt ich damals sogar unbedenklich für eine echte *Dinarda*. Seitdem jedoch am oberen Kongo die mit *Dinarda* äußerst ähnliche Gattung *Allodinarda* Wasm. entdeckt worden ist, welche eine von *Dinarda* abweichende Zahl der Vordertarsenglieder besitzt (bei *Dinarda* fünf, bei *Allodinarda* vier), wurde es mir immer wahrscheinlicher, daß die auf verschiedene geographische Gebiete verteilten Gattungen der *Dinardini* durch Konvergenz, nicht durch unmittelbare Verwandtschaft einander habituell ähnlich geworden sind. 1909 bei der Beschreibung der Gattung *Allodinarda* (Nr. **164**, S. 175ff. und Taf. IV) schwankte ich noch zwischen beiden Auffassungen. Neuerdings ist eine zweite Art der Gattung *Allodinarda* (*All. myrmicariae* Brauns[1]) im südlichen Rhodesia entdeckt worden. Bei der Verschiedenheit der Tarsengliederzahl gegenüber *Dinarda* ist anzunehmen, daß *Allodinarda* keinen direkten stammesgeschichtlichen Zusammenhang mit *Dinarda* hat, sondern daß die Ähnlichkeiten beider Gattungen in Körperform und Skulptur eine Folge ähnlicher Anpassungsbedingungen, also durch Konvergenz entstanden sind. Diese Annahme gilt wahrscheinlich auch für die kürzlich beschriebene Gattung *Rhoptrodinarda*[2] Brauns (*Rh. Arnoldi* Brauns aus Rhodesia), die mir vorlag, und die nicht bloß durch keulenförmig verdickte Fühler, sondern auch in der Tarsengliederzahl (4, 5, 5) von *Dinarda* abweicht, anderseits aber auch manche Strukturunterschiede gegenüber *Allodinarda* zeigt (z. B. die Verlängerung des letzten Tarsengliedes).

Es liegt sehr nahe, auch bei *Rhoptrodinarda* die mit *Dinarda* übereinstimmende Körperform und Skulptur durch Konvergenz zu erklären, während *Allodinarda* und *Rhoptrodinarda* dem nämlichen geographischen Faunengebiet angehören und demnach leichter als Anpassungen der nämlichen Stammform an verschiedene Wirtsgattungen (*Myrmicaria* und *Megaponera*) aufgefaßt werden können als z. B. *Dinarda* und *Fauvelia*. Übrigens fehlen bei *Allodinarda* die als Merkmal der *Dinar-*

---

[1] H. Brauns, Descriptions of new species of myrmecophilous beetles from Southern Rhodesia (Proceed. Rhodes. Scientif. Assoc. XIII. pt. III. 1915. p. 32—42. Mit 1 Taf.), p. 34.

[2] Siehe Brauns p. 32. *Dinarda clavigera* Fauv. (Rev. d'Entom 1899, S. 33) ist ebenfalls eine *Rhoptrodinarda*.

dini geltenden gekielten Seitenränder der Flügeldecken, während Körpergestalt und Skulptur jenem »Tribus« entsprechen. Anderseits finden sich scharf gekielte Seitenränder der Flügeldecken auch bei ganz andersgestalteten Aleocharinengattungen, z. B. bei *Aenictonia* subg. *Anommatochara* Wasm.[1] unter den *Myrmedoniini*. *Dinarda*-ähnliche Körperumrisse kommen ferner auch bei Aleocharinen vor, die in Oberflächenbildung und Skulptur des Körpers gänzlich verschieden sind von *Dinarda*, z. B. bei der Gattung *Dinardilla* Wasm. aus Colorado (Nr. **116**), bei der paläarktisch-indischen Gattung *Piochardia* Heyd. (*Oxysoma* Kr.)[2], bei der australischen Gattung *Dabra* Olliff usw.

Wenden wir uns nun zu *Phyllodinarda*. Nach ihren Körperumrissen, der Form der Hinterecken von Halsschild und Flügeldecken und den scharfrandigen Seiten der letzteren müßte sie zu den »*Dinardini*« gerechnet werden, während die Kopfbildung völlig verschieden ist, und die Bildung der Unterseite von Halsschild und Flügeldecken eher mit *Trilobitideus* übereinstimmt als mit *Dinarda*. Auch die Mundteile sind ganz abweichend (vgl. Taf. IX, Fig. 42—44 mit Nr. **164**, Taf. IV, Fig. 3). Die Ähnlichkeiten mit *Dinarda* sind somit entweder als bloße Konvergenzen zu deuten, oder es liegt im günstigsten Falle eine nur entfernte Verwandtschaft vor. An die neotropische Gattung *Fauvelia* erinnert *Phyllodinarda* durch die beiderseits gerundet-verengte Basis des Hinterleibes, was sicher nur eine auf Anpassung beruhende Konvergenzerscheinung ist. Näher sind vielleicht ihre Beziehungen zu den afrikanischen Gattungen *Allodinarda* bzw. *Rhoptrodinarda*. Mit beiden hat sie auffallende Ähnlichkeit in der Tarsenform und der Zahl der Tarsenglieder (4, 5, 5); dies deutet noch am ehesten auf nähere Stammesverwandtschaft hin. Die Schenkel, die bei *Phyllodinarda* zur Aufnahme der Schienen tief gerinnt sind, haben hier wohl eine Änderung ihrer Gestalt durch Anpassung an den extremsten Trutztypus erfahren. Die stark verdickte Fühlerkeule von *Phyllodinarda* gleicht entfernt jener von *Rhoptrodinarda*, während der Schaft ganz anders gebildet ist; aber die in Abhängigkeit von der veränderten Kopfstellung durch Anpassung stark modifizierte Fühlerbildung kann uns hier überhaupt keinen Anhaltspunkt für Stammesverwandtschaft geben. Die Mundteile von *Rhoptrodinarda* sind mir nicht näher bekannt; jene von *Allodinarda* sind denjenigen von *Phyllodinarda* wenigstens insoweit ähnlich, daß

[1] Siehe Nr. **211**.

[2] Eine neue indische Art, *Pioch. Donisthorpei* werde ich demnächst beschreiben.

letztere von ersteren abgeleitet werden können (vgl. Taf. IX, Fig. 42 bis 44 mit Nr. **164**, Taf. IV, Fig. 2 *b*).

Es ist also möglich, daß die Entwicklung von *Phyllodinarda* durch eine mit *Allodinarda* oder *Rhoptrodinarda* ähnliche Form ehemals hindurchgegangen ist und auf eine mit diesen Gattungen nahe verwandte Stammform zurückführt. Aber die Umbildungen von Kopf und Thorax sind im Vergleich zu jenen Gattungen so groß, daß *Phyllodinarda* nicht zu den »*Dinardini*« gestellt werden kann, sondern einen eigenen Tribus der Aleocharinen bildet.

d. Vergleich von *Phyllodinarda* mit den Cephaloplectinae Sharp (*Xenocephalinae* Wasm.).

Mit dieser Unterfamilie, die den hauptsächlichen Trutztypus (»Schutzdachtypus«) der neotropischen ecitophilen Staphyliniden bildet, hat *Phyllodinarda* eine auffallende Ähnlichkeit in der Kopfbildung, indem nur der Hinterkopf von oben sichtbar ist, während der ganze Vorderkopf nach unten umgeschlagen und schnauzenförmig gegen die Vorderhüften hin gerichtet ist; infolgedessen ist auch die Fühlerstellung und Fühlerbildung eine ähnliche. Diese Ähnlichkeiten zwischen den Cephaloplectinae und den *Phylodinardini* sind jedoch keine Homologien, sondern bloße, auf Konvergenz infolge ähnlicher Anpassungsbedingungen beruhende Analogien. Der Schutzdachtypus der Cephaloplectinae (Xenocephalinae) besitzt eine stark gewölbte, fast glatte Oberseite, einen kegelförmigen Hinterleib, lang bestachelte Beine usw. und überhaupt eine ganz verschiedene Körperbildung, die wahrscheinlich von den Tachyporinae abzuleiten ist (siehe Nr. **114**, S. 241 [27 Separ.]). Von einer Verwandtschaft mit den *Phyllodinardini* kann deshalb keine Rede sein. Die Analogie beider in der Kopfbildung zeigt nur, wie zwei, durch Anpassung an einen ähnlichen biologischen Trutztypus entstandene, ganz verschiedene natürliche Gruppen der nämlichen Familie einander in einem Anpassungscharakter auffallend ähnlich werden können.

e. Vergleich von *Phyllodinarda* mit den *Termitodiscinae* Wasm.

Diese seit 1912 (Nr. **192**, S. 91 ff.; Nr. **207**, S. 176 ff.) von mir aufgestellte Unterfamilie, die Gattungen *Termitodiscus* und *Discoxenus* Wasm. umfassend, stellt den vollkommensten Trutztypus der altweltlichen termitophilen Staphyliniden namentlich in der fast scheibenförmig flachen Gattung *Termitodiscus* dar. Die 1912 aufgeworfene Frage, ob zwischen dem Trutztypus der Cephaloplec-

tinae und jenem der Termitodiscinae mehr als bloße Konvergenz bestehe, scheint mir heute insofern zu verneinen zu sein, als verschiedene Ausgangspunkte für die Entwicklung jener beiden Unterfamilien anzunehmen sind, indem die Cephaloplectinae ursprünglich aus Tachyporinen, die Termitodiscinae dagegen aus Pygosteninen hervorgegangen sein dürften. Da innerhalb der letzteren Unterfamilie relativ rezente Übergänge von der dorylophilen zur termitophilen Lebensweise in den zum Trutztypus gehörigen Gattungen *Doryloxenus* Wasm. und *Pygostenus* Kr. stattgefunden haben[1], ist auf Grund eines ähnlichen, aber viel älteren biologischen Wirtswechsels auch die Entwicklung der Termitodiscinae aus ehemaligen Pygosteninae einigermaßen wahrscheinlich. Wenn diese Annahme sich bestätigt, sind die Termitodiscinae ursprünglich nicht von den Aleocharinen abzuleiten, zu denen ich die Gattung *Termitodiscus* 1899 (Nr. **99**, S. 147) gestellt hatte.

Zwischen dem Trutztypus der Termitodiscinae und jenem der *Phyllodinardini* besteht jedenfalls bloße Konvergenz. Während letztere an *Dinarda*-ähnliche Formen wie *Allodinarda* sich anschließen lassen (siehe oben unter c, S. 345), sind erstere von einem ganz andern Ausgangspunkt abzuleiten. Bei den *Termitodiscini* ist der Kopf ganz auf die Unterseite des Halsschildes gerückt und vom Vorderrande desselben getrennt, bei *Phyllodinarda* ist der Scheitel des Kopfes noch von oben sichtbar. Überdies ist die ganze Körperbildung beider eine so weit verschiedene, daß schließlich nur die flachgedrückte, vorn verbreiterte und hinten zugespitzte Körpergestalt und die Behaarung der Oberseite mit abstehenden Borsten als gemeinschaftliche Anpassungsmerkmale von *Termitodiscus* und *Phyllodinarda* übrig bleiben. Beim Vergleich der letzteren Gattung mit *Discoxenus* wird es noch klarer, daß von einer näheren Stammesverwandtschaft nicht die Rede sein kann.

f. Vergleich von *Phyllodinarda* mit den *Trichopsenini* und den *Termitopsenini*.

Diese beiden Gruppen stellen den Trutztypus der neuweltlichen termitophilen Tachyporinenverwandten dar. Zu den »*Trichopsenii*« von Leconte und Horn gehören die Gattungen *Trichopsenius* Horn und *Xenistusa* Lec., beide aus den Südstaaten Nordamerikas. 1902 (Nr. **128**) glaubte ich diese beiden Gattungen ebenso wie die neubeschriebenen südamerkanischen Genera *Termitopsenius* Wasm. und *Callopsenius* (*Eupsenius* olim) mit den Cephaloplectinae vereinigen zu

[1] Siehe oben im 8. Kapitel, S. 308 f.

müssen[1]. 1904 (Nr. **138**, S. 656) war ich dagegen geneigt, sie zu den *Termitodiscini* zu stellen. 1915 (Nr. **207**, S. 196) erkannte ich beide Auffassungen als irrtümlich und ließ die *Trichopsenini* als eigenen Tribus der Tachyporinae gelten. Aber ich unterschied den dort von mir aufgestellten neuen Tribus der *Termitopsenini* nicht klar von den *Trichopsenini* und gebrauchte irrtümlich beide Namen für denselben Tribus.

Wenn man die Genera *Trichopsenius* Horn und *Xenistusa* Lec., die auch faunistisch zusammengehören, zum Tribus der *Trichopsenini* erhebt, so müssen die *Termitopsenini* wohl als eigener systematischer Tribus der Tachyporinae betrachtet werden. Er unterscheidet sich von den *Trichopsenini* durch ganz plattgedrückte, vorn breit bogenförmig erweiterte, hinten stark zugespitzte Körpergestalt, sowie durch bloß zehngliedrige Fühler mit scharf abgesetzter, plattgedrückter Keule. Der Kopf ist weiter auf die Unterseite gerückt als bei den *Trichopsenini* und überhaupt der termitophile Trutztypus extremer entwickelt. Bei *Callopsenius* ist noch der Hinterrand des Kopfes von oben sichtbar, bei *Termitopsenius* liegt der Kopf bereits ganz auf der Unterseite, sein Hinterrand berührt jedoch noch den Vorderrand des Halsschildes. Bei *Hamitopsenius* endlich ist der Kopf vom Vorderrand des Halsschildes abgerückt, ähnlich wie bei *Termitodiscus*. Die *Termitopsenini* umfassen außer den beiden südamerikanischen Genera *Termitopsenius* und *Callopsenius* Wasm. auch das indomalaiische Genus *Hamitopsenius* Wasm. aus O.-Sumatra (Nr. **207**, S. 198ff.). Wie ich an letzterer Stelle (Nr. **207**, S. 195ff.) ausführte, ist diese Gattung wahrscheinlich nicht direkt stammesverwandt mit einer der neotropischen, sondern durch konvergente Anpassung als extreme Form des termitophilen Trutztypus ihnen ähnlich geworden bis zur systematischen Zugehörigkeit zu dem nämlichen »Tribus«. Die *Termitopsenini* bilden hiernach nur eine systematische, keine stammesgeschichtliche Einheit, (ähnlich wie der Tribus der *Dinardini*, s. oben S. 343ff.).

Auch zwischen den *Trichopsenini* und den *Termitopsenini* Amerikas besteht wahrscheinlich keine direkte Verwandtschaft, obwohl beide von ähnlichen Tachyporinenformen ursprünglich ausgegangen sein dürften. Zwischen den *Termitopsenini* und den Termitodiscinae ist jedenfalls kein stammesgeschichtliches Verwandtschaftsverhältnis anzunehmen. Beide sind extreme Anpassungen ganz verschiedener Entwicklungsreihen an ähnliche Bedingungen des termitophilen Trutz-

[1] Die Gattung *Ecitoxenus*, die ich 1900 (Nr. **114**, S. 245) beschrieb und zu den *Cephaloplectinae* stellte, ist identisch mit *Limulodes* Matth. und gehört zu den *Trichopterygidae* (s. Nr. **164**, S. 182).

typus, die von verschiedenen Unterfamilien der Staphyliniden ausgingen. Die durch Konvergenz entstandene Ähnlichkeit der Körperform und Kopfstellung beider ist zwar eine sehr auffällige; aber die Bildung der Fühler, Beine, Mundteile usw. ist vollständig verschieden.

Mit den zu den Aleocharinen gehörigen *Phyllodinardini* haben die *Trichopsenini* und die *Termitopsenini* nur eine entfernte Ähnlichkeit im Habitus durch die plattgedrückte Körperform und die Biegung des Kopfes auf die Unterseite. Daß diese Ähnlichkeiten auf bloßer Konvergenz beruhen, liegt auf der Hand.

15. Übersicht über die verschiedenen Entwicklungsformen und Entwicklungswege des Trutztypus bei myrmekophilen und termitophilen Staphyliniden.

a) Vollkommen abgeflachte, vorn breit gerundete, hinten zugespitzte Körpergestalt, blattförmig oder platt keilförmig:

α) Mit flach ausgebreitetem, halbkreisförmigem Kopf: Unterfamilie der Trilobitideinae unter den afrikanischen Dorylinengästen.

β) Mit auf die Ventralseite umgeknicktem oder ganz auf die Unterseite gerücktem Kopf: 1. Tribus der *Phyllodinardini* (Aleocharinae) unter den ostafrikanischen Dorylinengästen; 2. Tribus der *Termitopsenini* (Tachyporinae) unter den neotropisch-malaiischen Termitengästen (polyphyletisch); 3. Unterfamilie der Termitodiscinae unter den afrikanisch-indischen Termitengästen (wahrscheinlich diphyletisch)[1].

b) Abgeplattete, aber nicht hinten stark zugespitzte Körpergestalt; partielle Knickung des Kopfes: Tribus der *Trichopsenini* (Tachyporinae) unter den nordamerikanischen Termitengästen.

c) Stark gewölbte, vorn breit gerundete, hinten zugespitzte Körpergestalt mit Knickung des Kopfes auf die Unterseite: Unterfamilie der Cephaloplectinae unter den neotropischen Dorylinengästen (wahrscheinlich monophyletisch, sehr einförmig gebaut, wenige Gattungen mit zum Teil zahlreichen Arten [*Xenocephalus*]).

d) Körperform mäßig flachgedrückt, vorn breit, hinten verengt, mit meist rauher Skulptur der Oberfläche und meist gekieltem Seitenrand der Flügeldecken: »Tribus« der *Dinardini*, bzw. die Gruppe der *Dinarda*-ähnlichen Formen (Aleocharinae). Besteht aus genetisch verschiedenen, in verschiedenen Weltteilen und bei verschiedenen

---

[1] Die indisch-afrikanische Gattung *Termitodiscus* ist monophyletisch. Die indische Gattung *Discoxenus* ist jedoch wahrscheinlich der Endpunkt einer jüngeren Entwicklungsreihe (Nr. **145**).

Ameisengattungen lebenden Gruppen. Hieran schließen sich in der Form des Körpers noch zahlreiche andre myrmekophile und termitophile Aleocharinengattungen der verschiedenen Weltteile durch Konvergenz an.

e) Körperform geschlossen, aber sehr verschieden, flach dreieckig bis fast walzenförmig; die extremsten Trutzformen gewölbt keilförmig bis dick spindelförmig (*Doryloxenus* und *Anommatoxenus* Wasm.): Unterfamilie der Pygosteninae (wahrscheinlich monophyletisch), afrikanisch-indisch. Ursprünglich nur Dorylinengäste; einige derselben aus den Gattungen *Doryloxenus* in Indien und *Pygostenus* in Afrika sind relativ rezent zur termitophilen Lebensweise übergegangen (s. oben im 8. Kapitel S. 308). Von den schlanker gebauten Formen (*Anommatophilus* und *Pygostenus*) führen mehrere Seitenzweige vom Trutztypus zur Symphilie in der *Sympolemon*-Gruppe (s. oben im 10. Kapitel).

f) Sehr schlanke, *Myrmedonia*-ähnliche Formen mit stark längsgerippter und längsgekielter Oberseite: die dorylophile Gattung *Aenictonia* mit ihren Untergattungen (Nr. **211**, **213**, **214**). Dieser Trutztypus ist morphologisch scheinbar das gerade Gegenteil des unter **a** erwähnten, und doch einem analogen biologischen Zwecke dienend: bei **a** keine Angriffspunkte für die Kiefer der Wirte, bei **f** zahlreiche, aber unschädliche, an denen die Kiefer abgleiten. Übrigens bietet auch die Oberflächenskulptur des blattförmigen *Trilobitideus* (**a**) solche illusorische Angriffspunkte. Das Prinzip ist also das nämliche.

Ähnliche Kiel- und Rippenbildungen kommen auch bei zahlreichen andern myrmekophilen Staphylinidengattungen aus verschiedenen Unterfamilien vor und dienen auch hier meist dem Trutztypus. Die Rippenbildung darf trotzdem nur unter gewissen Bedingungen als Trutzanpassung gedeutet werden, da sie auch bei nicht myrmekophilen Staphyliniden (Oxytelinae, Micropeplidae usw.) vorkommt. Um zu entscheiden, ob es sich im vorliegenden Falle um ein ererbtes Organisationsmerkmal oder um ein durch die myrmekophile (termitophile) Lebensweise erworbenes Anpassungsmerkmal handelt, muß man stets die selbständig lebenden Verwandten der betreffenden Formen zum Vergleich heranziehen. Das nämliche gilt selbstverständlich auch für Mitglieder andrer Käferfamilien (Histeridae, Aphodiinae usw.). Es sei noch bemerkt, daß die scharfe Kielbildung des Trutztypus von der gewölbten Höckerbildung zu unterscheiden ist, welche häufig mit der Entwicklung von Exsudatgruben parallel geht und der Symphilie dient (bei vielen Paussiden usw. Vgl. Nr. **134**, S. 65).

Zusammenfassung.

Aus diesem Überblick geht hervor, daß der Zweck des Trutztypus, den Gast vor den Angriffen seiner Wirte zu schützen, auf mannigfach verschiedene und zum Teil sogar auf scheinbar entgegengesetzte Weise (bezüglich der Angriffspunkte für die Kiefer der Wirte) erreicht werden kann. Allerdings überwiegen unter den Trutztypen der myrmekophilen und termitophilen Staphyliniden weitaus die Formen mit ringsum geschlossener, vorne breiter, entweder flachgedrückter oder gewölbter, hinten zugespitzter Körpergestalt.

Vergleicht man ferner die Gäste des Mimikrytypus (s. oben im 11. Kapitel S. 323 ff.) mit jenen des Trutztypus unter den dorylophilen Staphyliniden, so zeigt sich ein auffallender Unterschied, auf den ich schon früher[1] aufmerksam gemacht habe, und der durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigt wird. Der Mimikrytypus umschließt eine viel größere Mannigfaltigkeit der Formen als der Trutztypus, weil die Nachahmung der Körpergestalt und der Fühlerbildung der Wirte naturgemäß einen viel weiteren und von zahlreicheren Faktoren beeinflußten Spielraum gestattet als die Ausbildung einer Schutzgestalt. Man kann deshalb sagen, daß der Mimikrytypus auf Zersplitterung der ihm zugehörigen Formen gerichtet sei, der Trutztypus dagegen auf Einförmigkeit derselben. Mit andern Worten: Die Gäste des Mimikrytypus entwickelten eine große Zahl von eigenen, unter sich sehr verschiedenen, artenarmen Gattungen, die nicht bloß einer einzigen Wirtsgattung angepaßt sind, sondern auch bei sehr ähnlichen Wirtsarten oft verschiedene Gastgattungen bilden. Die Gäste des Trutztypus dagegen entwickelten eine relativ geringe Zahl von eigenen Gattungen, die dafür aber oft um so artenreicher sind, und deren Arten untereinander bei verschiedenen Wirtsarten sehr ähnlich sind (vgl. die Gattungen *Xenocephalus*, *Pygostenus*, *Doryloxenus*). Selbstverständlich lassen sich diese Tatsachen nur auf Grund der Anpassungsgesetze der Entwicklungstheorie verstehen[2].

16. Übersicht der *Trilobitideus*-Arten mit Beschreibung einer neuen Art.

(Hierzu Taf. X, Fig. 52.)

Zur Gattung *Trilobitideus* Raffr. siehe oben im 12. Kapitel S. 328 und 14. Kapitel S. 341 ff. Die 1904 (Nr. **138**, S. 619) gegebene Übersicht der Arten bedarf einer Umarbeitung und Vervollständigung, die

[1] Nr. **157**, S. 346—351.

[2] Siehe oben, Einleitung, S. 260.

hier gegeben wird. Es sei noch bemerkt, daß nur eines oder wenige Exemplare von den betreffenden Arten bisher gefunden wurden; daher haben wir noch keine genauere Kenntnis von der Variabilität der so charakteristisch erscheinenden Höckerskulptur der Oberseite dieser Käfer, auf welche die Artverschiedenheiten der folgenden Tabelle sich gründen. Die Färbung aller Arten ist gelbbraun bis hell rotbraun, glänzend.

a. Kopf mit vier Querreihen von Höckern, deren vierte zu einer Querleiste verschmolzen ist, die vom Hinterrand getrennt bleibt. Scheibe des Prothorax mit drei oder zwei Querreihen von Höckern. Vorderste Höckerreihe des Kopfes aus drei oder vier Höckern bestehend . . . . b

a′. Kopf nur mit drei Querreihen von Höckern; die Querleiste vor der Basis fehlt. Dafür ist der Hinterrand selbst in seiner ganzen Breite leistenförmig aufgebogen. Scheibe des Prothorax nur mit zwei Querreihen von Höckern, außerdem zwei rudimentäre Höcker auf der Mitte des Hinterrandes. Erste Querreihe des Kopfes aus drei Höckern bestehend, zweite aus vier, dritte aus sechs. Erste Querreihe des Prothorax aus fünf, zweite aus vier Höckern bestehend. Höcker auf Kopf und Prothorax groß, mit Ausnahme des rundlichen Mittelhöckers der ersten Querreihe des Kopfes und der lang leistenförmigen zwei äußeren Höcker der ersten Querreihe des Prothorax sämtlich querelliptisch oder kurz leistenförmig. Längskiele des Hinterleibes lang und breit, stachelförmig. 2,8 mm. Kapkolonie (Port Elizabeth, Dr. Brauns !). Bei *Dorylus helvolus* L.

1. *Trilobitideus paradoxus* Wasm. 1909 (Nr. **138**, S. 619 und Taf. XXXI, Fig. 2).

b. Scheibe des Prothorax mit drei Querreihen von Höckern, die äußeren der zwei ersten Reihen lang leistenförmig. Erste Querreihe des Kopfes mit vier rundlichen Höckern, zweite mit sechs, deren äußerste querelliptisch sind, dritte mit acht, deren äußerste kurz leistenförmig sind. Die beiden ersten Querreihen des Prothorax mit sechs Höckern; die dritte mit vier, von denen die inneren queroval, die äußeren kurz leistenförmig sind. Längskiele des Hinterleibes stark entwickelt, stachelförmig. 2,6—2,9 mm. Kapkolonie (Kapstadt, Raffray !). Bei *Dorylus helvolus* L.:

2. *Trilobitideus mirabilis* Raffr. 1899 (Rev. d'Entom. XVIII, p. 3 u. Taf. I, Fig. 1—7). (Typus der Gattung.)

b′. Scheibe des Prothorax nur mit zwei Querreihen von Höckern[1], nur die äußeren der ersten Reihe lang leistenförmig c

c. Erste Querreihe des Kopfes mit drei Höckern, zweite mit vier, dritte mit sechs. Höcker auf Kopf und Prothorax klein, mit Ausnahme der lang leistenförmigen äußeren Höcker der ersten Querreihe des Prothorax sämtlich punktförmig. Erste Querreihe des Prothorax mit drei kleinen Mittelhöckern, deren seitliche jedoch von den leistenförmigen Seitenhöckern nur schwach abgesetzt sind; zweite Querreihe mit vier kleinen Höckern. Längskiele des Hinterleibes kurz und schmal, fast borstenförmig. 2,8 mm. Oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville, P. H. KOHL!). Bei *Anomma Wilverthi* Em.:

3. *Trilobitideus insignis* Wasm. 1904 (Nr. **138**, S. 620 und Taf. XXXI, Fig. 1).

c′. Erste Querreihe des Kopfes mit vier, zweite mit acht punktförmigen Höckern; dritte mit sechs, von denen die vier mittleren querelliptisch, die beiden äußeren lang leistenförmig sind. Erste Querreihe des Prothorax mit einem kleinen Mittelhöcker zwischen den leistenförmigen Seitenhöckern, zweite mit vier querelliptischen Höckern. Die Höcker auf Kopf und Prothorax relativ höher und größer als bei der vorigen Art; die Längskiele des Hinterleibes breiter, stachelförmig. 2,2 mm. Oberer Kongo (St. Gabriel bei Stanleyville, P. H. KOHL! 1910). Bei *Anomma Wilverthi* Em.:

4. *Trilobitideus singularis* Wasm. n. sp. (Taf. X, Fig. 52).

Literaturverzeichnis.

Ich gebe hier in chronologischer Reihenfolge ein Verzeichnis jener meiner Arbeiten, welche Beiträge zur Kenntnis der Dorylinengäste enthalten oder sonst in vorliegender Arbeit zitiert worden sind. Da die Liste meiner sämtlichen Beiträge zur Kenntns der Myrmekophilen und Termitophilen bis 1908 in Nr. **164** (S. 183—188) und von 1908—1913 in Nr. **205** (S. 394—396) gegeben wurde, führe ich dieselbe von Nr. **205** an hier weiter, so daß also dieser letzte Teil des vorliegenden Verzeichnisses alle meine seitherigen Arbeiten über individuelle und soziale Symbiose bei Ameisen und Termiten enthält.

Die einschlägigen Arbeiten andrer Autoren sind in Anmerkungen auf den betreffenden Seiten des Textes zitiert.

[1] Und zwei rudimentären, sehr kleinen Höckern auf der Mitte des Hinterrandes, ähnlich wie bei *Trilob. paradoxus.*

Jene meiner Arbeiten, welche sich mit Dorylinengästen befassen, sind im folgenden Verzeichnis mit einem Sternchen (*) versehen.

1887—1913.

***4.** Neue brasilianische Staphyliniden, bei Eciton Foreli Mayr. (hamatum autor.) gesammelt von Dr. W. Müller. — Deutsche Ent. Ztschr. 1887. II. S. 403—416 und Taf. V.

***6.** Neue Ecitongäste aus Südbrasilien. — Deutsche Ent. Ztschr. 1889. I. S. 185—190 und Taf. I[1].

***8.** Nachträgliche Bemerkungen zu Ecitochara und Ecitomorpha. — Deutsche Ent. Ztschr. 1889. II. S. 414.

***11.** Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste. Haag 1890. — Sep. aus Tijdschr. v. Entom. XXXIII. S. 27—97 und Taf. I.

***16.** Neue myrmekophile Staphyliniden aus Brasilien. — Deutsche Ent. Ztschr. 1890. II. S. 305—318 und Taf. II.

***26.** Neue Myrmekophilen. — Deutsche Ent. Ztschr. 1893. I. S. 97—112 und Taf. V.

***38.** Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Mit Angabe der Lebensweise und Beschreibung neuer Arten. XVI und 231 S. Berlin 1894.

***42.** Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien. I. Tl. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1895. 4. Heft. S. 137—179.

***51.** Die Myrmekophilen und Termitophilen. Leiden 1896. — Sep. aus Compt. Rend. III. Congr. Intern. Zool. S. 410—440.

60. Zur Entwicklung der Instinkte (Entwicklung der Symphilie). — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1897. 3. Hft. S. 168—183.

***71.** Ein neuer Dorylidengast aus Südafrika. — Deutsche Ent. Ztschr. 1897. II. S. 278 und Taf. II, Fig. 6.

***73.** Ein neuer Ecitongast aus Nord-Carolina. — Deutsche Ent. Ztschr. 1897. II. S. 280—282 und Taf. II, Fig. 4.

***80.** Eine neue dorylophile Tachyporinengattung[2] aus Südafrika. — Wien. Ent. Ztg. 1898. 3. Hft. S. 101—103 und Fig. 1—4.

***85.** Die Gäste der Ameisen und der Termiten. — Illustr. Ztschr. f. Ent. 1898. Hft. 10—16. Mit 1 Taf.

***95.** Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. — Zoologica. Hft. 26. Stuttgart 1899. S. 1—133 und Taf. I—III. (S. 49—53!)

99. Neue Termitophilen und Myrmekophilen aus Indien. — Deutsche Ent. Ztschr. 1899. I. S. 145—169 und Taf. I—II.

***102.** Eine neue dorylophile Myrmedonia aus der Kapkolonie, mit einigen andern Notizen über Dorylinengäste. — Deutsche Ent. Ztschr. 1899. I. S. 174 bis 177.

***110.** Ein neuer Gast von Eciton carolinense (Ecitonusa). — Deutsche Ent. Ztschr. 1899. II. S. 409—410.

---

[1] Wirt derselben ist *Eciton Burchelli* Westw. (*Foreli* Mayr), nicht *E. Hetschkoi* Mayr.

[2] Die Gattung *Doryloxenus* gehört zu den *Pygosteninae*, die erst 1899 aufgestellt wurden.

***114.** Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem äthiopischen Faunengebiet. — Zool. Jahrb. System. XIV. 3. 1900. S. 215—289 (Separ. 1—75) und Taf. XIII und XIV (Separ. I und II).

116. Zwei neue Liometopumgäste aus Colorado. — Wien. Ent. Ztg. 1901. 7. Hft. S. 145—147.

118. Gibt es tatsächlich Arten, die noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie. — Biol. Centralbl. XXI. 1901. Nr. 22 und 23. S. 689—711 und 737—752.

128. Species novae Insectorum termitophilorum a D. F. Silvestri in America meridionali inventae. — Bull. Mus. Torino. XVII. Nr. 427. 1902. S. 1—6.

***130.** Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinengäste der alten und der neuen Welt, mit spezieller Berücksichtigung ihrer Konvergenzerscheinungen. — Verh. Deutsche Zool. Ges. 1902. S. 86—98 und Taf. I.

***133.** Konstanztheorie oder Deszendenztheorie? — Stimmen a. Maria-Laach. LXIV. 1903. Hft. 1, 2 und 5. Mit 1 Taf.

134. Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. — Biol. Centralbl. XXIII. 1903. Nr. 2, 5, 6, 7, 8. Mit 24 Fig. (Exsudatorgane und Exsudatgewebe.)

***135.** Zum Mimikrytypus der Dorylinengäste. — Zool. Anz. XXVI. 1903. Nr. 704. S. 581—590.

***138.** Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Kongo, nach den Sammlungen und Beobachtungen von P. H. Kohl bearbeitet. — Zool. Jahrb. Supplem. VII. (Festschr. f. Weismann) 1904. S. 611—682. Mit 3 Taf.

***143.** Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 2. Aufl. Freiburg i. B. 1904 (IX. Kap., S. 231—238!)

***145.** Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. — Compt. Rend. VI. Congr. Intern. Zool. Bern 1904. S. 436—448. Mit 1 Taf.

154. Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. — Festschr. f. Rosenthal, Leipzig 1906. S. 43—58; Biol. Centralbl. XXVI. Nr. 17—18. S. 565—580.

***157.** Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 3. Aufl. Freiburg i. B. 1906. (X. Kap. S. 346—365!)

***158.** Sur les nids des fourmis migrantes (Eciton et Anomma). — Atti Pontif. Accad. Nuovi Lincei. LX. Sess. VII. 1907. S. 224—229. (Nestgäste von Anomma!)

***164.** Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. 2. Aufl. Stuttgart 1909. Mit 5 Taf. (Zoologica. Heft 26. 2. Aufl.) (Kap. VI. S. 52—66 und Anhang II. S. 179—182!)

***165.** Myrmechusa, eine neue Gattung zwischen Myrmedonia und Lomechusa. — Ann. Mus. Civ. Genova XLIV. Nov. 1908. S. 38—42 mit 5 Fig.

170. Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. XXIX. 1909. Nr. 19—22.

173. Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. — Biol. Centrabl. XXX. 1910. Nr. 3—5.

***184.** Die Ameisen und ihre Gäste. — Extr. d. I. Congr. Internat. d'Entom. 1910. S. 209—234 und Taf. XII—XVII.

187. Ein neuer Paussus aus Ceylon, mit einer Übersicht über die Paussidenwirte. — Tijdschr. v. Entom. LIV. 1911. 3. und 4. Lief. S. 195—207. Mit 1 Taf.

188. Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom belg. Kongo. — Rev. Zool. Afric. (Bruxelles) I. 1911. Fasc. 1—2. S. 91—117 und 145—176 und Taf. III—VIII.

192. Neue Beiträge zur Kenntnis der Termitophilen und Myrmekophilen. — Ztschr. f. wiss. Zool. CI. 1912. Hft. 1—2. S. 70—115 und Taf. V—VII.

***193.** Neue Anommagäste aus Deutsch-Ostafrika. — Entom. Rundschau. XXIX. 1912. Nr. 6. S. 41—43.

***194.** Mimanomma spectrum, ein neuer Dorylinengast des extremsten Mimikrytypus. — Zool. Anz. XXXIX. Nr. 15—16. 1912. S. 473—481. Mit 8 Fig.

195. Zwei neue Paussiden und ein neuer Rhysopaussine aus Niederl. Indien. — Tijdschr. v. Entom. LV. 1912. 4. Lief. S. 255—262. Mit 1 Taf.

***199.** Neue Beispiele der Umbildung von Dorylinengästen zu Termitengästen. — Verh. Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte. 1912. II. 1. Hälfte. S. 254—257.

***202.** Gäste von Eciton praedator Sm. aus dem Staate Espirito Santo (Südbrasilien.) — Entom. Mitteilungen (Berlin) II. 1913. Nr. 12. S. 376—380.

203. Ein neuer Paussus aus Südindien, mit Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Paussiden. — Entom. Mitteilungen (Berlin) II. 1913. Nr. 12. S. 381 bis 383.

***204.** The Ants and their guests. — Smithson. Report f. 1912. S. 455—474. Mit 10 Taf. Publication 2210. Washington 1913.

1915—1916.

205. Neue Beiträge zur Biologie von Lomechusa und Atemeles, mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. — Zeitschr. f. wiss. Zool. CXIV. 1915. 2. Heft. S. 233—402. Mit 2 Taf. und einer statist. Karte.

206. Zwei für Holland neue Ameisen, mit andern Bemerkungen über Ameisen und deren Gäste aus Süd-Limburg. — Tijdschr. v. Entom. LVIII. 1915. 1. und 2. Lief. S. 150—162.

***207**[1]**.** Wissenschaftliche Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostindien. V. Termitophile und myrmekophile Coleopteren, gesammelt von Prof. Dr. v. Buttel-Reepen 1911—1912. — Zool. Jahrb. System. XXXIX. Hft. 2. 1916. S. 169—210. Mit 2 Taf.

208. Über Ameisenkolonien mit Mendelscher Mischung. — Biol. Centralbl. XXXV. 1915. Nr. 3. S. 113—127.

209. Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendelscher Mischung. Luxemburg 1915. — Separ. aus Festschr. z. Feier d. 25jährig. Bestehens d. Vereins Luxemburger Naturfreunde. S. 87—101.

---

[1] Da diese Arbeit bereits im Juli 1914 an die Redaktion abgesandt wurde, trägt sie eine frühere Nummer als die folgenden, die später eingesandt, aber rascher gedruckt wurden. Dasselbe gilt auch für Nr. **217** und **218**.

210. Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen. I. Bd. Münster i. W. 1915. 413 und XVIII S. mit 7 Taf. und 16 Fig. im Text. (Kap. 15 enthält eine Übersicht über die Erscheinungen der Myrmekophilie und Termitophilie bei den Arthropoden.)

***211.** Revision der Gattung Aenictonia Wasm. — Entom. Mitteilungen (Berlin). IV. 1915. Nr. 1—3. S. 26—35. Mit 1 Taf.

212. Eine neue Pseudomyrma aus der Ochsenhorndornakazie in Mexiko, mit Bemerkungen über Ameisen in Akaziendornen und ihre Gäste. Ein kritischer Beitrag zur Pflanzenmyrmekophilie. — Tijdschr. v. Entom. LVIII. 1915. Lief. 3—4. S. 296—325. Mit 4 Taf.

***213.** Erster Nachtrag zur Revision der Gattung Aenictonia Wasm., nebst einer Revision der Gattung Dorylopora Wasm. — Entom. Mitteilungen (Berlin). IV. 1915. Nr. 7—9. S. 202—205.

***214.** Zweiter Nachtrag zur Revision der Gattung Aenictonia Wasm. — Entom. Mitteilungen (Berlin). IV. 1915. Nr. 10—12. S. 289—290.

215. Anergatides Kohli, eine neue arbeiterlose Schmarotzerameise vom oberen Kongo. — Entom. Mitteilungen (Berlin). IV. 1915. Nr. 10—12. S. 279 bis 288. Mit 2 Taf.

216. Viviparität und Entwicklung von Lomechusa und Atemeles. — Wien. Ent. Ztg. XXXIV. 1915. Hft. VIII—X (Festschrift f. Reitter). S. 382 bis 393. (Nachtrag zu Nr. **205**.)

***217.** Neue dorylophile Staphyliniden Afrikas. — Entom. Mitteilungen (Berlin). V. 1916. Nr. 1—4 und 5—8. S. 92—109 und 134—147. Mit 1 Taf.

***218.** Neue Anpassungstypen bei Dorylinengästen Afrikas (Staphylinidae). (Ist die vorliegende Arbeit.)

219. Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen. — Biol. Centralbl. XXXV. 1915. Nr. 12. S. 561—564. (Nachtrag zu Nr. **208**.)

220. Nachtrag zu »Eine neue Pseudomyrma aus der Ochsenhorndornakazie in Mexiko«. — Tijdschr. v. Entom. LVIII. 1915. Supplement. S. 125—131. (Nachtrag zu Nr. **212**.)

Erklärung der Abbildungen.

[Alle Photogramme sind mit Vogel-Obernetter Silber-Eosin-Platten (Perutz) aufgenommen. Bei allen Aufnahmen mit durchfallendem Licht (Fig. 5, 6, 9, 11, 19—23, 37, 39—51) wurde die Gelbgrünscheibe von Zeiss verwandt und als Lichtquelle die Halbwatt-Projectionslampe Wotan 1250 K.]

Tafel VII.

Fig. 1. *Myrmechusa Kohli* Wasm. n. sp. (Type). 6,8 : 1. (Leitz Mikros. 35 mm, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 262ff.) 1, *a*, Randborste des Halsschildes. 47 : 1. (Zeiss AA, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 266.)

Fig. 2. Dasselbe Individuum. 4,5 : 1. (Zeiss Tessar 1 : 6,3.) (Zu Text S. 263.)

Fig. 3. *Myrmechusa mirabilis* Wasm. (Type). (Wie Fig. 2.)

Fig. 4. Hinterleibsspitze von *Myrmechusa Kohli* (Type). 16 : 1. (Leitz Mikros. 24 mm, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 265.) *d*, Seitendorn des 6. freien Abdominaltergites; *an*, dreilappiges Analsegment.

Fig. 5. Unterkiefer von *Myrmechusa Kohli.* 50 : 1. (Zeiss AA, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin-Eosin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 263ff.) m^1, innere, m^2, äußere Maxillarlade; *mp*, Maxillarpalpen.

Fig. 6. Unterlippe von *Myrmechusa Kohli.* 50 : 1. (Wie Fig. 5.) *z*, Zunge; *p*, Paraglossen; *lp*, Labialpalpen.

Fig. 7. Rekonstruktion des Vorderrandes der Unterlippe von *M. Kohli.* 97 : 1. (Zeiss AA, Oc. 4, Camera Abbe.) *s*, Seitenlappen der Zunge; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 6.

Fig. 8. *Trichodonia setigera* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 7 : 1. (Leitz Mikros. 42 mm, ohne Ocular.) (Zu Text S. 267 und 269ff.)

Fig. 9. Unterkiefer und Unterlippe von *Trichod. setigera.* 50 : 1. (Zeiss AA, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 268 u. 270.) m^1, innere; m^2, äußere Maxillarlade; *mp*, Maxillarpalpen; *z*, Zunge; *lp*, Labialpalpen.

Fig. 10. *Acanthonia gigantea* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 5 : 1. (Wie Fig. 8.) (Zu Text S. 268 u. 272ff.)

Fig. 11. Unterkiefer und Unterlippe von *Acanth. gigantea.* 34 : 1. (Wie Fig. 9.) (Zu Text S. 268 u. 273.) *p*, Paraglossen; die übrigen Buchstaben wie in Fig. 9.

Fig. 12. *Dromanomma hirtum* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 7 : 1. (Wie Fig. 8.) (Zu Text S. 275ff.)

Fig. 13. Dasselbe Individuum, Seitenansicht. 7 : 1. (Wie Fig. 8.)

Tafel VIII.

Fig. 14. *Dorylocratus rex* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 8 : 1. (Trockenaufnahme des gehärteten Individuums Nr. I.) (Leitz Mikros. 42 mm, ohne Ocular.) (Zu Text S. 279—288 u. 324.)

Fig. 15. Seitenansicht desselben Individuums (Trockenaufnahme). 6,5 : 1. (Leitz Mikros. 35 mm, Projektoc. 2*.)

Fig. 16. Dasselbe Individuum, Aufnahme in feuchter Kammer. 6,5 : 1. (Leitz Mikros. 35, Projektoc. 2*, mit Gelbgrünscheibe, um auf dem roten Vorderkörper die hellen Flecke am Vorderrand des Halsschildes [Exsudatgruben] und die dunkle Schräglinie auf der Scheibe der Flügeldecken zu zeigen.) (Zu Text S. 281, 285, 287.)

Fig. 17. Individuum Nr. II, Aufnahme in feuchter Kammer. 6,5 : 1. (Wie Fig. 16.)

Fig. 18. Vorderkörper von Individuum Nr. I (Trockenaufnahme). 12 : 1. (Leitz Mikros. 24 mm, Projektoc. 2*.) (Zeigt die beiden Exsudatgruben am Vorderrand des Halsschildes und die Seitenbeulen und den Mittelkiel des Hinterkopfes.) (Zu Text S. 281—284.)

Fig. 19. Oberkiefer von *Dorylocratus rex.* 46 : 1. (Zeiss AA, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 283.)

Fig. 20. Unterkiefer und Unterlippe von *Dorylocratus rex.* 90 : 1. (Zeiss AA, Huygens Oc. 3.) (Mit Alaunkarmin-Eosin gefärbtes Kanadabalsampräparat.)

(Zu Text S. 284.) *m*¹, innere; *m*², äußere Maxillarlade; *mp*, Maxillarpalpen; *z*, Zunge; *p*, scheibenförmig erweiterte Paraglossen; *lp*, Labialpalpen.

Fig. 21. Mitteltarse und Schienenspitze von *Dorylomimus Kohli* Wasm. 140 : 1. (Wie Fig. 20.) (Zu Text S. 288.) *d*, die zwei Dornen der Schienenspitze; *h*, Hafthaare.

Fig. 22. Hintertarse und Schienenspitze von *Dorylomimus Kohli*. 77 : 1. (Das übrige wie in Fig. 21.)

Fig. 23. Vordertarse von *Mimanomma spectrum* Wasm. mit Haftpolster (*hp*) auf der Unterseite des Klauengliedes. 250 : 1. (Zeiss D, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Die Basis des Tarsus ist nicht mehr auf dem Bilde.) (Zu Text S. 289 und 306.)

Fig. 24. *Dorylonannus Lujae* Wasm. n. gen. (Type). 12 : 1. (Leitz Mikros. 42 mm, ohne Ocular.) (Zu Text S. 290 ff. und 324.)

Fig. 24a. Seitenansicht desselben Individuums. (Wie Fig. 24.)

Fig. 25. *Dorylomimus Kohli* Wasm., Form *vestitus*. 8 : 1. (Wie Fig. 24.) (Zu Text S. 296f. und 324.)

Fig. 25a. Seitenansicht desselben Individuums.

Tafel IX.

Fig. 26. *Dorylomimus Kohli* Wasm., Form *nudus*. 8 : 1. (Wie Fig. 24.) (Zu Text S. 296 u. 324.)

Fig. 27. *Mimanomma spectrum* Wasm. (Type). 12 : 1. (Leitz Mikros. 24 mm, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 301ff. u. 324.)

Fig. 28. *Dorylobactrus Schwabi* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 12 : 1. (Wie Fig. 27.) (Zu Text S. 301ff. u. 324.)

Fig. 29. *Eupygostenus Escherichi* Wasm. n. gen. n. sp. (Type). 14 : 1. (Wie Fig. 27.) (Zu Text S. 308ff.)

Fig. 30. *Sympolemon anommatis* Wasm. (Type). 8 : 1. (Leitz Mikros. 42 mm, ohne Ocular.) (Zu Text S. 311ff. und 314ff.)

Fig. 31. *Eupolemon costatus* Wasm., n. gen. n. sp. (Type). 12 : 1. (Leitz Mikros. 24 mm., Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 315ff.)

Fig. 32. *Micropolemon* (olim *Sympolemon*) *tiro* Wasm., n. gen. (Type). 12 : 1. (Wie Fig. 31.) (Zu Text S. 316ff.)

Fig. 33. *Micropolemon* (subgen. *Anapolemon*) *cornutus* Wasm., n. subg. n. sp. (Type). (Wie Fig. 31.) (Zu Text S. 316ff.)

Fig. 34. *Micropolemon* (subgen. *Hemipolemon*) *planicollis* Wasm., n. subgen. n. sp. (Type). (Wie Fig. 31.) (Zu Text S. 316ff.)

Fig. 35. *Phyllodinarda xenocephala* Wasm., n. gen. n. sp. (Type). 8 : 1. (Leitz Mikros. 24 mm, Projektoc. 2*, mit Gelbgrünscheibe, um die Zweifarbigkeit des Vorderkörpers zu zeigen.) (Zu Text S. 328—349.) Unter der rechten Flügeldecke ragt ein Flügel vor bis zur Spitze des Hinterleibes.

Fig. 36. Dasselbe Individuum, Unteransicht. 8 : 1. (Wie Fig. 35, aber ohne Gelbgrünscheibe.)

Fig. 37. Kopf und Halsschild von *Phyllodinarda Kohli* Wasm. n. sp. 30 : 1. (Zeiss AA, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 331ff.) *au*, Augenausschnitt am Seitenrand des Kopfes; *at*, Antennen; *hr*, Halsschildrand. Vgl. Fig. 38.

Fig. 38. Kopf und Vorderrand des Halsschildes von *Ph. Kohli*, an dem-

selben Präparate wie Fig. 37 bei durchfallendem Lichte mit Camera ABBE (ZEISS AA, Oc. 1) gezeichnet zur näheren Erklärung der Photographie Fig. 37. 34 : 1. (Zu Text S. 331 ff.) *au*, Augen und Augenausschnitte; *at*, Antennen; *i*, Insertionsstellen der Fühler; *g*, Gehirn; *no*, optische Ganglien; *s*, Schnauze; *vp*, Vorplatte des Pronotums; *kr*, Hinterrand des Kopfes; *hr*, Vorder- und Seitenrand des Halsschildes.

Fig. 39. Fühler von *Ph. Kohli.* 35 : 1. (ZEISS AA, Projektoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 332.)

Fig. 40. Oberkiefer von *Ph. Kohli.* 58 : 1. (ZEISS AA, HUYGENS Oc. 3.) (Zu Text S. 333.) *m*, Muskelbündel an der Kieferbasis.

Fig. 41. Oberlippe von *Ph. Kohli.* 58 : 1. (Wie Fig. 40.)

Fig. 42. Unterkiefer von *Ph. Kohli.* 58 : 1. (Wie Fig. 40.) m^1, innere, m^2, äußere Unterkieferlade. m^3, Kiefertaster.

Fig. 43. Unterlippe von *Ph. Kohli.* Normales Präparat. 120 : 1. (Wie Fig. 40.) (Zu Text S. 333 ff.) *z*, Zunge; *p*, Paraglossen; *lp*, Labialpalpen.

Fig. 44. Unterlippe von *Ph. Kohli* mit bogenförmiger Hautvorstülpung. 160 : 1. (Wie Fig. 40.) (Zu Text S. 333.) *m*, Maxillen; *lp*, Labialpalpen; *l*, vorgestülpter Hautlappen der Unterlippe.

Tafel X.

Fig. 45. Flügel von *Phyllodinarda Kohli.* 12 : 1. (ZEISS a_2, Projektoc. 2*.) (Ungefärbtes Präparat, trocken unter Deckglas.) (Zu Text S. 335.)

Fig. 46. Vorderbein von *Ph. Kohli* 28 : 1. (ZEISS AA, Projectoc. 2*.) (Mit Alaunkarmin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 336.) *r*, Rinne an der Unterseite des Schenkels zur Aufnahme der Schiene.

Fig. 47. Hinterbein von *Ph. Kohli.* 28 : 1. (Wie Fig. 46.) *r*, wie in Fig. 46.

Fig. 48. Keulenborsten am Vorderrand des Kopfes von *Ph. Kohli* in dem Präparat Fig. 37. 156 : 1. (ZEISS D, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 331 und 337 ff.)

Fig. 49. Flügeldecke von *Ph. Kohli*, ausgefärbtes Exemplar. 24 : 1. (ZEISS AA, Projektoc. 2*.) (Mit Hämatoxylin [GRENACHER] gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 335 und 337 ff.)

Fig. 50. Drüsenzellengruppen an der Borstenbasis der Flügeldecke im Präparat Fig. 49. 166 : 1. (ZEISS AA, HUYGENS Oc. 3.) (Zu Text S. 339.)

Fig. 51. Einzelne Drüsenzellengruppe in der Flügeldecke eines frischentwickelten Exemplars von *Ph. Kohli.* 800 : 1. (ZEISS homog. Imm. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30, Kompensatoc. 6.) (Mit Hämalaun-Eosin gefärbtes Kanadabalsampräparat.) (Zu Text S. 341.)

Fig. 52. *Trilobitideus singularis* Wasm. n. sp. (Type.) 15 : 1. (LEITZ Mikros. 24 mm, Projektoc. 2*.) (Zu Text S. 353.)

Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung,

nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung.

Von

E. Korschelt.

Mit 25 Figuren im Text.

Inhalt.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung nennen wir die ohne Verwendung von Geschlechtszellen (Eiern und Spermatozoen) erfolgende Art der Fortpflanzung ein- und vielzelliger Tiere. Bei den letzteren ist sie noch dadurch ausgezeichnet, daß vielzellige Körperteile, die sich vom Muttertier loslösen oder in welche dieses zerfällt, die Grundlage des neuentstehenden Individuums darstellen. Darin besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit den vom Pflanzenkörper isolierten Teilen, die

von ihm unabhängig weiter wachsen und sich zu einem mit allen wesentlichen Bestandteilen versehenen Individuum ausbilden, weshalb man diese Art der Vermehrung auch als vegetative Fortpflanzung bezeichnet.

Das Kennzeichen der Mehrzelligkeit des zur Bildung des neuen Individuums führenden Körperteilstücks würde bei den Metazoen zur Charakterisierung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung genügen, wenn nicht ausnahmsweise wie bei den Dicyemiden eine Vermehrung durch ungeschlechtliche Einzelzellen (»nicht befruchtungsfähige Keimzellen«, Agamocyten) angenommen würde. Die letztere und noch einige andre, später zu erwähnende Fortpflanzungsarten würden, wenn sich die Richtigkeit der betreffenden Auffassungen erweist, aus dem Bild der gewöhnlichen vegetativen (ungeschlechtlichen) Fortpflanzung bei den Metazoen herausfallen. Diese stände sonst in sehr bezeichnender Weise der cytogenen Fortpflanzung, d. h. der durch (befruchtungsbedürftige oder parthenogenetische) Eier gegenüber. Bei ihr erfolgt die Fortpflanzung durch Keimzellen, und wenn nicht Parthenogenese eingetreten ist oder der seltene Fall von Hermaphroditismus mit Selbstbefruchtung obwaltet, sind zwei Individuen der betreffenden Tierart an der Erzeugung des neu entstehenden Organismus beteiligt (Amphigonie), während die ungeschlechtliche Fortpflanzung nur von einem Individuum ausgeht (Monogonie).

Wie die nachfolgenden Ausführungen beziehen sich diese einleitenden Bemerkungen in der Hauptsache auf die vielzelligen Tiere. Dies entspricht der Entstehung dieser kleinen Arbeit, welche sich an die Darlegungen des Kapitels Ungeschlechtliche Fortpflanzung in dem Lehrbuch der Vergl. Entwicklungsgeschichte (Korschelt und Heider, Allg. Teil 4, 1910) anschließt und durch das Erscheinen einiger neuer zusammenfassenden Darstellungen dieses Gegenstandes veranlaßt wurde, auf die späterhin noch einzugehen sein wird. Daraus erklärt sich auch die Art der Behandlung, welche sich auf dort nicht eingehender herangezogene oder solche Punkte bezieht, die durch neu erschienene Arbeiten allgemeiner oder spezieller Natur eine andre Beleuchtung erfuhren. — Wenn die Metazoen dabei durchaus in den Vordergrund gestellt wurden, so durften die Protozoen doch nicht ganz außer acht gelassen werden, da sie, wie kaum erwähnt zu werden braucht, für das Verständnis dieser Vorgänge auch bei den Metazoen gar nicht zu entbehren sind. Deshalb sollen sie denn auch im folgenden so weit als nötig zum Vergleich und zur Erläuterung der bei den Metazoen obwaltenden Verhältnisse herangezogen werden.

1. Verbreitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Metazoen und ihre Beziehungen zu deren Organisation.

Beide Hauptformen der Fortpflanzung sind bei den Tieren sehr verbreitet, doch tritt in dieser Beziehung die ungeschlechtliche hinter der geschlechtlichen Fortpflanzung zurück, denn sie fehlt bei einigen größeren Tierstämmen vollständig, wie bei den Arthropoden, Mollusken und Vertebraten und zeigt sich auch bei den verhältnismäßig niederstehenden Echinodermen in einer Weise, bei der man zweifelhaft sein kann, ob es sich um ungeschlechtliche Fortpflanzung im eigentlichen Sinne handelt. Obgleich die ungeschlechtliche Fortpflanzung sich noch bei so hoch stehenden Tieren wie bei den Tunicaten findet, bei denen sie sogar eine recht wichtige Rolle spielt und eine weite Verbreitung hat, erscheint es dennoch ihrer ganzen Natur nach sehr naheliegend, daß sie vor allen Dingen den einfach gebauten, weniger hoch differenzierten Tierformen zukommt. Bei den niedersten Metazoen (Coelenteraten und Poriferen) sehen wir sie daher in weiter Verbreitung, indem sie bei deren Stockbildung, Generationswechsel und Polymorphismus unerläßlich ist, bzw. diese Erscheinungen erst ermöglicht. Die verhältnismäßig einfache Organisation dieser Tiere erleichtert offenbar die bloße Durchteilung ihres Körpers oder die Anlage der als Knospen auftretenden Teilstücke. Freilich ist hier zu bemerken, daß die letzteren Vorgänge auch bei viel höher stehenden Formen (Bryozoen, Tunicaten) in einer, soweit es die andersartige Organisation zuläßt, immerhin ähnlichen Weise auftreten. Es ist anzunehmen, daß die Art der fortschreitenden Körperdifferenzierung die Sonderung von Teilstücken zu selbständiger Existenz je nachdem begünstigt oder verhindert. Bei den Arthropoden, Mollusken und wohl auch bei den Echinodermen ist letzteres der Fall, von den Wirbeltieren nicht zu reden.

Ähnliches gilt offenbar auch innerhalb einzelner Gruppen des Tierreichs für deren verschiedene Abteilungen. Auch da scheinen einzelne Stämme Differenzierungen zu erlangen, welche das Auftreten der Teilung und Knospenbildung an ihrem Körper nicht mehr erlauben. Beispiele hierfür bieten die Würmer. Wenn auch diese Abteilung des Tierreichs nichts weniger als einheitlich und die Herkunft der einzelnen Stämme möglicherweise eine recht verschiedenartige ist, so weisen sie doch immerhin eine Anzahl gemeinsamer Züge auf, welche ihre Zusammenfassung zu einer größeren Gruppe rechtfertigten und die weitgehende Verschiedenheit hinsichtlich ihrer Fortpflanzung wohl kaum erwarten ließen. Unter ihnen zeigen die Anneliden, die wegen ihrer Körper-

gliederung, der Ausbildungsstufe der Locomotionsorgane, des Circulations- und Excretionssystems, der Leibeshöhle usw. als die höchststehenden Vertreter der ganzen Gruppe anzusehen sind, die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung oft in recht weitgehendem Maße. Dasselbe gilt für die zweifellos weit niederstehenden Plathelminthen. Die Organisation der Turbellarien erlaubt ihren immerhin recht verschieden gebauten Vertretern, wie den Rhabdocölen und Tricladen, eine auf verschiedenem Wege, durch Architomie wie Paratomie sich vollziehende und mehrfach nacheinander sich wiederholende Körperteilung, wie ja auch den parasitischen Plattwürmern wenigstens in ihren Jugendzuständen die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung erhalten geblieben ist. Dagegen ist diese in andern Gruppen der Würmer gar nicht vorhanden, so vermögen sich auffallenderweise die Rotatorien ebensowenig wie die Nematoden auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen. Man sieht nicht recht ein, weshalb gerade ihre Organisation die Möglichkeit hierzu nicht gestattet, denn die weitgehende Differenzierung des Vorderendes bei den Vertretern der einen oder die verhältnismäßig feste Beschaffenheit der Körperdecke bei denen der andern Gruppe, könnte wohl kaum als hinreichende Begründung dieses Mangels angesehen werden, zumal wenn man diese Züge der Organisation mit derjenigen andrer höher stehender Tierformen vergleicht, welche zur Monogonie befähigt sind. Es müssen also andre Faktoren hinzukommen; welche das sind, wird schwer zu entscheiden sein.

Ähnliche Verhältnisse treten uns in dem großen Stamm der Cölenteraten entgegen, dessen einzelne Vertreter sowohl in der Klasse der Hydrozoen wie Scyphozoen in hervorragendem Maße durch die Fähigkeit der Fortpflanzung sowohl auf dem Wege der Teilung wie Knospung ausgezeichnet sind, während die Ctenophoren diese Eigenschaft überhaupt nicht besitzen. Nun ließe sich dem allerdings entgegenhalten, daß die Ctenophoren keine echten Cölenteraten, jedenfalls im Gegensatz zu den andern keine Cnidarien sind. Das ist gewiß richtig, aber immerhin stehen sie diesen unter allen Tieren am nächsten und haben sicher verwandtschaftliche Beziehungen zu ihnen, wenn sie sich auch nach einer anderen, recht abweichenden Richtung entwickelten. Die Art und Weise, in der dies geschah, brachte offenbar eine Änderung in der Organisation, eine gewisse Art der Differenzierung mit sich, welche die Durchteilung des Körpers oder die Sonderung einzelner Körperpartien zu Knospenanlagen nicht mehr erlaubte. Wenigstens ist meines Wissens über das Vorkommen ungeschlechtlicher Vermehrung bei den Ctenophoren bis jetzt nichts bekannt geworden.

Möglicherweise könnte neben der Abänderung der Organisation auch die Größenzunahme eine Rolle spielen, die überdies mit jener gewiß im engen Zusammenhang steht. Auffallend ist es jedenfalls, daß die Fähigkeit zur Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege in der Hauptsache bei verhältnismäßig kleinen Tieren angetroffen wird, abgesehen allerdings von den Spongien auf der einen und den Tunicaten auf der andern Seite. Aber auch bei den ersteren könnte man sagen, daß mit der Größenzunahme der Individuen deren Befähigung zur Monogonie zurücktritt, wofür unter den Schwämmen die Hexactinelliden, unter den Cölenteraten die Actinien geeignete Beispiele bieten.

Übrigens scheinen auch die Scyphomedusen einem derartigen Verhalten zuzustreben. Während sie im Jugendzustand, d. h. im Scyphistoma- und Strobilastadium die Fähigkeit der Teilung besitzen, geht diese bei den ausgebildeten Medusen gänzlich zurück. Das ist insofern recht bemerkenswert, als die Hydromedusen die Eigenschaft der Knospenbildung auch im geschlechtsreifen Zustand beibehalten können. Zwar tritt diese Eigentümlichkeit auch bei ihnen zurück, denn knospende Medusen sind nicht gerade häufig, aber immerhin kennt man doch eine ganze Anzahl. Jedenfalls aber hat man auch hier den Eindruck, daß mit der Größenzunahme und der Annahme der frei schwimmenden Lebensweise die Fähigkeit oder Nötigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung vermindert wird. Das ist bei den Scyphomedusen, besonders aber bei den Ctenophoren im hohen Maße der Fall.

Daß innerhalb kleinerer Gruppen des Tierreichs, bei denen die ungeschlechtliche Fortpflanzung verbreitet ist, diese in einzelnen Untergruppen nicht gefunden wird, ist eine bekannte Erscheinung. Als Beispiel dafür seien die Polycladen angeführt, von denen Teilungsvorgänge meines Wissens bisher nicht beschrieben wurden, obwohl sie sowohl den Tricladen wie den Rhabdocölen unter den im Süßwasser lebenden Turbellarien zukommen. Übrigens liegen die Verhältnisse im Bereich der letztgenannten beiden Gruppen der Plattwürmer ganz ähnlich, indem in einzelnen Familien oder Gattungen Monogonie auftritt, in andern aber gänzlich zu fehlen scheint; so sind es bei den Rhabdocölen die Angehörigen der Catenulidenfamilie (*Microstoma*, *Stenostoma*, *Alaurina*, *Catenula*), welche sich durch Querteilung vermehren, während dieses Teilungsvermögen andern Familien der Rhabdocöliden offenbar fehlt.

Ebensowenig pflegen sich die Nemertinen auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen, obwohl sie in hohem Maße die Fähigkeit zum

Ersatz verloren gegangener Teile sowohl am Vorder- wie am Hinterende des Körpers besitzen, wie aus den älteren Beobachtungen von McIntosh, sowie aus den neueren Untersuchungen von Nusbaum und Oxner hervorgeht.

Ähnlich liegen die Verhältnisse innerhalb des Annelidenstammes. Wir wissen, daß Teilungsvorgänge bei den Polychäten nicht selten und zuweilen, wie z. B. bei den Sylliden, recht weitgehende sind, während sie von manchen andern Polychäten bisher nicht bekannt wurden und wohl auch nicht vorhanden sind. Ebenfalls in recht weitgehendem Maße treten Teilungsvorgänge bei den limicolen Oligochäten auf; für die erdbewohnenden Anneliden hingegen scheint diese Art der Fortpflanzung nicht mehr durchführbar zu sein, obwohl die Lumbriciden ein großes Regenerationsvermögen besitzen und die Beziehungen zwischen letzterem und den Teilungsvorgängen gerade bei diesen Tieren als recht enge erscheinen; es sei nur an die Autotomie zumal der limicolen Oligochäten erinnert. — In andern Abteilungen der Anneliden ist von Teilungsvorgängen gar nicht mehr die Rede; so scheint die Differenzierung des Körpers bei den Echiuriden und Hirudineen in einer Weise vorgeschritten zu sein, daß sich keiner ihrer Vertreter noch durch ungeschlechtliche Fortpflanzung vermehrt. Dementsprechende Beispiele ließen sich noch aus einer Reihe anderer Abteilungen des Tierreichs vorbringen.

Wenn im vorstehenden wiederholt davon die Rede war, daß eine zu weit oder in bestimmter Richtung vorgeschrittene Differenzierung in der Organisation der betreffenden Tiere ihre Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung verringert oder aufgehoben habe, so muß man sich dabei bewußt sein, daß es sich mehr um eine Umschreibung als um eine wirkliche Erklärung dieser Tatsache handelt und zwar aus dem einfachen Grunde, weil sich ein tatsächlicher Beweis dafür, daß die Organisation jener Tiere für die Ausführung von Teilungs- und Knospenvorgängen ungeeignet sei, kaum erbringen läßt. Vergleicht man die Organisation eines der Monogonie entbehrenden rhabdocölen Turbellars auf das genaueste mit derjenigen eines andern, bei welchem sie vorhanden ist, so wird man nicht in der Lage sein, mit irgendwelcher Sicherheit anzugeben, ob es bestimmte Züge im Bau der betreffenden Tiere sind, welche das Auftreten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ermöglichen oder verhindern. Ganz so verhält es sich bei den Anneliden oder andern mehr oder weniger verwandten Tieren mit und ohne Monogonie. Desgleichen dürfte es schwierig sein, bei den der Teilung und Knospung in besonders hohem Maße zuneigenden, höher stehenden

Tieren, wie Bryozoen und Tunicaten, die Ursachen für die Ermöglichung dieser oft auf recht komplizierte Weise verlaufenden Fortpflanzungsarten aus der Organisation der betreffenden Tiere abzuleiten, auch wenn äußere Faktoren, die dazu drängten, wie die Annahme einer festsitzenden Lebensweise, ziemlich klar zutage liegen.

2. Monogonie und Regeneration.

Ohne auf diese bereits wiederholt und von den verschiedensten Seiten behandelte wichtige Frage auch nur einigermaßen erschöpfend eingehen zu wollen, sei hier im Anschluß an das Vorhergehende nur festgestellt, daß man hinsichtlich der Fortpflanzung durch Teilung und ihrer Herleitung trotz aller in dieser Richtung bestehenden Widersprüche doch immer wieder auf das bei den in Frage kommenden Tieren besonders starke Regenerationsvermögen hingeführt wird. Tiere, die in der Lage sind, auf höchst geringfügige Anlässe hin, in Teilstücke zu zerfallen und aus diesen vollständige Individuen hervorgehen lassen, welche in jeder Beziehung den alten gleich sind, dürften der Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung (auf dem Wege der Teilung) doch zum mindesten sehr nahe stehen. Die Einwände, welche gegen die besonders von KENNEL, LANG und WEISMANN vertretene Herleitung der Teilungsvorgänge von solchen regeneratorischer Natur von SEELIGER, MORGAN, PRZIBRAM und andern geltend gemacht wurden, sind bekannt.

Im Vordergrund steht dabei die Auffassung der Regeneration als Anpassungserscheinung, die durch Selection gesteigert bei Ablösung lebensfähiger Teilstücke und dem Ersatz der ihnen fehlenden Körperteile zu einem wirklichen Fortpflanzungsakt werden konnte. Dagegen wandten sich die genannten und andre Autoren, welche in der Regeneration eine den Organismen ursprünglich zukommende Eigenschaft sahen. Mit deren weiterer Ausbildung hätten Anpassungserscheinungen insofern kaum etwas zu tun, als darauf hinzielende Beobachtungen und Versuche ergaben, daß etwaigen Verletzungen stark ausgesetzte Körperteile nicht besonders regenerationsfähig und anderseits ganz geschützt liegende Partien mit Regenerationsvermögen ausgestattet sind. Eine Steigerung des Regenerationsvermögens und immer weiter zunehmende Wirkung bis zum Ersatz so wesentlicher Teile, wie ihn die Wiederherstellung des ganzen Individuums aus einem verhältnismäßig unvollständigen Teilstück nötig macht, wurde unter diesen Umständen für sehr unwahrscheinlich gehalten.

Neuerdings sagt DEEGENER: »Die Regeneration als solche schafft

niemals spontan ein neues Individuum« (S. 580, 1915). Gewiß nicht, denn es muß die Fähigkeit zum Zerfall des Körpers in Teilstücke oder zur Ablösung solcher vorhanden sein, aber wenn dies der Fall ist, und wir kennen doch eine ganze Anzahl solcher Fälle, spielt dann in der Tat die Regeneration die Hauptrolle und führt ohne Zweifel zur Heranbildung neuer, vollständiger Individuen. Und dies nicht nur nach künstlicher Teilung, was insofern erwähnenswert ist, weil DEEGENER in dem obenerwähnten Satz fortfährt: »vielmehr kann ein solches (neues Individuum) nach künstlicher Halbierung oder Teilung in ungleiche Stücke höchstens dadurch entstehen, daß die Teilstücke sich auf Grund ihres Regenerationsvermögens wieder zu vollständigen Tieren ergänzen«. Letzteres ist eine recht verbreitete, unter den Metazoen von nicht wenigen Cölenteraten, Plattwürmern, Anneliden und Echinodermen bekannte Erscheinung. Sie kann sogar recht weit gehen und sich auf sehr kleine Teilstücke der betreffenden Tiere erstrecken, so daß bei besonders regenerationsfähigen Tieren wie Planarien und Hydren Stücke von $^1/_{100}$ und $^1/_{200}$ des Körpervolumens noch zu vollständigen Individuen auswachsen können. Auch bei andern Cölenteraten (Hydroidpolypen und Actinien), sowie bei manchen Anneliden können die vom Körper abgelösten Stücke, welche dessen Hauptteile wieder zu ersetzen vermögen, ihm gegenüber von geradezu verschwindendem Umfang sein und brauchen von dessen Organisation anscheinend nur recht wenig wesentliche Teile aufzuweisen.

Es wäre recht auffällig, wenn eine derartige Einrichtung in der Natur unbenutzt bleiben sollte. Halten wir uns an einen besonderen Fall, z. B. den hinsichtlich seiner Autotomie und Wiederherstellung der Teilstücke schon so lange bekannten *Lumbriculus*. Neue experimentelle Untersuchungen (von MORGULIS und C. MÜLLER) haben gezeigt, daß der 200 und mehr Segmente zählende Wurm in nicht weniger als 23 Teilstücke zerlegt werden kann, die unter gewissen Bedingungen in der Lage sind, Kopf und Schwanzende neu zu bilden, vermutlich auch die übrigen Körperteile zu ersetzen und schließlich zu einem vollständigen Wurm heranzuwachsen. Daß einzelne Körperregionen sich in dieser Beziehung eigenartig verhalten und Kopf- wie Schwanzstücke, die aus weniger als neun bis zehn Körperringen bestehen, zum Ersatz des Verlorenen nicht befähigt sind, braucht hier nicht besonders in Betracht gezogen werden. Anderseits vermögen recht kleine Teilstücke bis zu drei und zwei Segmenten hinunter sowohl ein neues Kopf- wie Schwanzende zu liefern, ja sogar einsegmentige Stücke besitzen noch die Fähigkeit dazu.

Bei diesen Beobachtungen handelt es sich um Versuche mit Teilstücken, die auf experimentellem Wege erzielt und, um sie weiter beobachten zu können, unter Anwendung besonderer Vorsichtsmaßregeln gehalten werden mußten. Es ist nun die Frage, wie diese Vorgänge sich in der freien Natur abspielen würden und ob Teilstücke des *Lumbriculus* von größerem oder geringerem Umfang unter natürlichen sowie unter künstlich geschaffenen Verhältnissen die verlorenen Körperteile regenerieren und zu vollständigen Würmern heranwachsen können. Einer der genannten Experimentatoren (Morgulis) hält dies für unwahrscheinlich, und ein so genauer Kenner der Frage wie F. v. Wagner steht den Angaben über den spontanen Zerfall des *Lumbriculus* in Teilstücke und deren Heranwachsen zu ganzen Würmern, d. h. einer auf diesem Wege sich vollziehenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung zum mindesten mit recht lebhaftem Zweifel gegenüber, wenigstens insofern der Zerfall leicht und häufig (»bei den geringfügigsten Störungen«) eintreten solle, um damit zu einem Fortpflanzungsakt zu führen. Anderseits stellt aber v. Wagner selbst nicht in Abrede, daß *Lumbriculus* die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Querteilung besitzt, wie denn bei diesem mit einem außerordentlichen Regenerationsvermögen ausgestatteten Wurm »fast jeder Selbstverstümmelungsakt im Effekt zu einem Propagationsakt wird«. Ob dann die bisherige, in der Literatur wiederholt geäußerte Annahme von dem weitgehenden Zerfall- und Wiederherstellungsvermögen des *Lumbriculus* nicht doch der Wirklichkeit ziemlich nahe kommt! Was ich selbst bei eigenen und bei den von andern hier im Institut angestellten Versuchen sah, schien mir recht sehr für eine solche Annahme zu sprechen.

Letztere Auffassung finde ich bestätigt durch die neuere Behandlung dieser Frage von seiten eines ebenfalls ausgezeichneten Kenners, nämlich durch A. Mrázek (1913). Hauptsächlich auf Grund der Angaben von Morgulis und F. v. Wagner, sowie seiner eigenen früheren Beobachtungen über die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Lumbriculus* und andrer Limicolen unterzog er die Frage einer nochmaligen genauen Durcharbeitung. Diese beruht zum Teil auf Beobachtung von künstlichen Teilstücken, hauptsächlich aber auf derjenigen der im Freien gesammelten Lumbrikulen. In ersterer Beziehung erscheint mir die von Mrázek mehr zufällig gemachte Beobachtung von Interesse, wonach bei dem (zu Fütterungszwecken) vorgenommenen Zerschneiden 1—2 cm langer Teilstücke von *Lumbriculus* zu »einem förmlichen Brei« kleiner Stücke, einige Zeit nachher in den betreffenden Zuchtgefäßen »winzige, größtenteils

aus Regeneraten bestehende Würmer sich fanden«, denn »die nur einige Segmente enthaltenden Fragmente haben neue Individuen geliefert«. »Wenn dies im Laboratorium geschieht,« sagt Mrázek weiter, »so ist es wohl möglich, daß z. B. die beim räuberischen Überfall eines *Lumbriculus* seitens der Larve eines Wasserkäfers die dieser Larve entfallenden Brocken sich ebenfalls komplettieren können.« Zu diesem letzteren Satz möchte ich insofern mein volles Einverständnis erklären, als ich ihn, durch die obenerwähnten Untersuchungen von C. Müller veranlaßt, schon vor längerer Zeit in ungefähr derselben Fassung niederschrieb.

Es käme nun darauf an, zu erweisen, ob Teilstücke der Lumbrikulen auch in der freien Natur zu vollständigen Würmern heranwachsen können, und Mrázeks neue Bearbeitung der Frage ist diesem für die Beurteilung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung recht bedeutungsvollen, aber nicht ganz leicht zu lösenden Teil des Problems gewidmet. Auf Grund seiner früheren langjährigen Erfahrungen und neu angestellten Beobachtungen konnte Mrázek die Entwicklung der Teilstücke zu ganzen Würmern zum mindesten sehr wahrscheinlich machen. Einen tatsächlichen, völlig einwandfreien Beweis zu führen, wird deshalb kaum möglich sein, weil sich ein bestimmtes Stück eben in der freien Natur nicht dauernd verfolgen läßt. Man kann also nur Schlüsse aus möglichst zahlreichen, an der Stätte ihres natürlichen Vorkommens gesammelten Würmern ziehen. Wenn sich dort auffallend viele, besonders kurze Individuen finden, so liegt der Schluß nahe, daß es sich um solche Würmer handelt, die aus Teilstücken entstanden und im Heranwachsen zu vollständigen Würmern begriffen sind. Das Fehlen kleinerer Würmer (sogenannter Zwergformen) ist gerade mit ein Hauptgrund gegen das Vorhandensein der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei *Lumbriculus* (Morgulis). Dagegen vermochte Mrázek in seinem großen, an verschiedenen Örtlichkeiten gesammelten Material außer den zahlreichen mit zweifellosen Kopf- und Schwanzregeneraten versehenen Würmern sehr viele unverhältnismäßig kurze, aus einer relativ geringen Segmentzahl bestehende Würmer festzustellen, von denen nicht wenige am Vorder- oder Hinterende, bzw. an beiden Enden, die Vervollständigung durch Regeneration mit genügender Deutlichkeit aufwiesen. Mrázek stellt diese Würmer zu Reihen zusammen, welche meines Erachtens keinen Zweifel an ihrem Zustandekommen auf dem Wege des Zerfalls und der Regeneration aufkommen lassen. So gelangt denn auch Mrázek zu der Annahme, daß »ein zwar wechselnder aber doch oft beträchtlicher Teil der *Lumbriculus*-Individuen nicht aus

Eiern, sondern auf regenerativem Wege aus Teilstücken entsteht«, wobei der spontane Zerfall der Würmer ohne äußere Ursache nach Mrázeks Annahme ebenfalls eine gewisse Rolle spielt.

Ein spontaner Zerfall des Körpers, welcher nach Ersatz der fehlenden Teile zur Wiederherstellung des Ganzen führt, ist zwar bei einer ganzen Anzahl von Tieren, z. B. bei Hydroiden, Actinien, Plathelminthen, Anneliden, Echinodermen beschrieben worden (Riggenbach 1902), aber es ist nicht zu leugnen, daß die unbedingte Sicherheit des Vorgangs in den meisten dieser Fälle zu wünschen übrig läßt. Es ist eben auch sehr schwer, den Zerfallsakt in der Natur zu beobachten und seine Ursachen einwandfrei festzustellen. Der Kritik, auch über die Berechtigung der zusammengestellten Reihen, wird gewöhnlich ein weiter Spielraum bleiben. Welche Gründe für die Ablösung von Fußstücken bei Actinien oder der Seesternarme von der Scheibe maßgebend waren, ob dieses Loslösen wirklich freiwillig erfolgte, ob ein und welcher äußere Anlaß vorhanden war, dürfte sich nur in den seltensten Fällen feststellen lassen. Insofern pflegt die Frage, ob man es nur mit dem Ersatz verloren gegangener Teile nach Abtrennung infolge mehr oder weniger gewaltsamer Eingriffe oder mit wirklicher Fortpflanzung zu tun hat, offen zu bleiben. Nichtsdestoweniger möchte man sie bejahen, wenn man etwa bei *Linckia* äußerst zahlreiche Einzelarme in den verschiedensten Stadien der Scheibenregeneration oder in Menge *Lumbriculus*-Teilstücke mit mehr oder weniger fortgeschrittenen Kopf- und Schwanzregeneraten findet, wie dies nach Mrázeks Darstellung der Fall ist. Das letztere Objekt wurde hier deshalb bevorzugt, weil es die experimentelle Behandlung gestattet und sowohl dieser, wie der Untersuchung im natürlichen Zustand seitens einer ganzen Anzahl Beobachter wiederholt gedient hat.

Ein der Beobachtung leider weniger leicht zugängliches, aber für die Beurteilung der Zerfalls-, Regenerations- und monogenetischen Zustände sehr geeignetes Objekt dürfte ein andrer Annelid, nämlich *Ctenodilus* sein, und zwar schon deshalb, weil bei ihm, d. h. bei den einzelnen Arten der Gattung, die Zerlegung des Körpers zur Ausführung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in verschiedener, zum Teil völlig einwandfreier Weise erfolgt. Einige *Ctenodilus*-Arten bringen nämlich vor dem Zerfall in Teilstücke an den Stellen, wo die Durchtrennung erfolgen soll, Regenerationszonen (sogenannte Knospungszonen) zur Ausbildung, während dies bei andern nicht geschieht. Bei *Ct. monostylos* wird der Körper anscheinend ohne besondere Vorbereitung, nur durch Auftreten einer immer tiefer werdenden Einschnürung in zwei oder

mehr Teilstücke zerlegt und zwar kann dieser Zerfall so weit gehen, daß die Teilstücke nur aus ganz wenigen Segmenten bestehen, bis zu zwei oder gar nur einem Körperring hinab. Letzteres gilt übrigens auch für *Ct. serratus*, ja sogar in ganz besonderem Maße, indem die »Knospungszonen« hinter den Segmentgrenzen auftretend sich in aufeinander folgenden Körperringen wiederholen, so daß die Teilstücke zweifellos nur aus einem Segment bestehen. Dieser Zerfall erscheint immerhin bemerkenswert wegen der hier und da zur Erläuterung des Zustandekommens der Metamerie geäußerten Auffassung des Annelidenkörpers als einer Kette von Individuen, welche ihre Selbständigkeit zugunsten des dadurch entstehenden einheitlichen Organismus allmählich aufgaben.

Die geringsegmentigen Teilstücke des *Ctenodilus* sind befähigt, ein neues Vorder- oder Hinterende zu regenerieren, wie ich aus eigener Wahrnehmung bestätigen kann. Man findet sie in dem von dem Wurm bewohnten Aquarium in Menge, wo die noch nicht wieder hergestellten, begreiflicherweise recht plumpen, aber immerhin über Erwarten beweglichen Stücke in dem aus allen möglichen Pflanzenresten und dergleichen gebildeten Bodenschlamm nicht einmal ganz ruhig liegen, sondern (wenigstens zeitweise) langsam herumkriechen.

Welches die Ursachen sind, die den Wurm zum Zerfall seines Körpers in Teilstücke veranlassen, wird auch bei *Ctenodilus* schwer festzustellen sein. So lange ich diesen Anneliden beobachtete, zeigte er stets die Zerfallserscheinungen, und das war auch bei den damals vom Grafen M. Zeppelin fortgesetzten Beobachtungen, d. h. etwa im Verlauf zweier Jahre, ständig der Fall. Während dieser Beobachtungszeit war der Wurm in dem großen Aquarium, aus dem er stammte, sowie in den kleineren Gefäßen, in die er übertragen wurde, immer in großer Anzahl vorhanden. Danach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Teilstücke zu größeren Würmern heranwachsen, wie dies auch aus der Zeppelinschen Darstellung hervorgeht.

Nach meinen eigenen Wahrnehmungen mußte ich den Zerfall und die Wiederherstellung der Teilstücke für einen Fortpflanzungsakt halten. Für die Annahme, daß die Ursache in besonderen Verhältnissen der betreffenden Aquarien zu suchen, also künstlich gesetzt und den natürlichen Lebensverhältnissen des Wurmes nicht entsprechend sei, liegt keine Veranlassung vor. Man sieht keinen Grund ein, weshalb die Teilstücke des *Ctenodilus* nicht auch im Freien an geschützteren Örtlichkeiten ebenso wie in den Aquarien zu vollständigen Würmern heranwachsen sollten. Insofern dürfte das Verhalten des *Ctenodilus*, bei welchem das Teilungsvermögen offenbar noch viel

weiter geht als bei *Lumbriculus*, die oben im Anschluß an Mrázeks Beobachtungen vorgetragene Auffassung von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dieses limicolen Oligochäten unterstützen. Es besteht zwischen den beiden Anneliden noch eine weitere Parallele.

Bekanntermaßen sind die Geschlechtstiere von *Lumbriculus* nicht ganz leicht aufzufinden und wenn es sich auch damit nicht so verhält, daß sie, wie vielfach geglaubt wurde, nicht vorhanden wären, sondern nach Mrázeks Beobachtungen (1906 und 1913) in Wirklichkeit jedes Jahr auftreten, so darf nach dessen neueren Untersuchungen, wie nach älteren Angaben doch wohl angenommen werden, daß die enorme Häufigkeit des *Lumbriculus* an manchen Örtlichkeiten mit durch sein Teilungsvermögen veranlaßt wird. Bei *Ctenodilus monostylos* kann dies nach meinen eigenen (gewiß durch die Zeppelinschen Angaben bestätigten) Beobachtungen schon deshalb keinem Zweifel unterliegen, weil Geschlechtstiere während der ganzen Beobachtungszeit nicht vorhanden waren. Sie wurden auch von Zeppelin nicht gefunden und ebensowenig von Kennel bei *Ct. serratus*, welcher Wurm trotzdem in großer Menge (»zu Tausenden in allen Größen und den verschiedensten Stadien der Teilung und Knospung«) in den Aquarien anzutreffen war. Dies läßt doch wohl keine andre Erklärung zu, als daß die große Individuenzahl beim Fehlen der geschlechtlichen Fortpflanzung durch die Fortpflanzung auf ungeschlechtlichem Wege zustande kam.

Früher oder später würden die aus irgend einem Grund im Erscheinen verhinderten Geschlechtstiere gewiß wieder aufgetreten sein, woran nach dem Verhalten andrer, sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Tiere kaum zu zweifeln ist[1]. Übrigens sind auch nach dieser Richtung die von Mrázek an *Lumbriculus* gemachten Beobachtungen insofern von Interesse, als er am Geschlechtsapparat der von ihm untersuchten Würmer gewisse Abnormitäten fand, welche mit den unregelmäßigen Bildungen übereinstimmen, wie sie an Regeneraten andrer Oligochäten beobachtet wurden. Daraus ist zu schließen, daß sie wie bei diesen auf dem Wege der Regeneration entstanden und

[1] Durch das Bekanntwerden der Geschlechtstiere von *Ct. serratus* und *nemasoma* (*Ct. branchiatus*, Monticelli und Sokolow, vgl. unten S. 399) wird diese Auffassung nicht irgendwie geändert, sondern nur bestätigt. *Raphidrilus* (*Zeppelinia s. Ctenodrilus*) *nemasoma* (Monticelli) hat eine ähnliche primitive ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise wie *Ct. monostylos*, von der man wohl annehmen darf, daß sie unter Umständen (in Übereinstimmung mit dem letzteren Anneliden) sehr lange andauern könnte. Ähnliches würde für den von Sokolow beschriebenen und mit *Raphidrilus nemasoma* identisch gehaltenen Wurm (*Zeppelinia branchiata*) gelten.

die betreffenden Individuen aus Teilstücken hervorgegangen waren. Bis vor kurzem wäre allerdings ein solcher Schluß nicht möglich gewesen, da man wohl das weitgehende Regenerationsvermögen der Oligochäten bzw. Anneliden, nicht aber ihre Fähigkeit kannte, in den neu gebildeten Körperpartien den mit den früher entfernten Teilen verlorenen Geschlechtsapparat zu ersetzen. Wegen des Verhaltens der Keimzellen und der Möglichkeit ihres Wiederauftretens war dies eine empfindliche Lücke in unsrer Kenntnis der Regenerationserscheinungen dieser Tiere, die aber nun durch die Untersuchungen von Janda und Tirala ausgefüllt wurde.

Die Versuche wurden an *Criodrilus*, einem für die Entscheidung dieser Frage offenbar günstigeren Objekt vorgenommen, als es die eigentlichen Lumbriciden sind, mit denen ich selbst experimentierte, und wenn auch mehr nebenbei, auf diesen Punkt achtete. Jedenfalls ließ sich an den von mir erzielten Vorderrregeneraten das Auftreten von irgendwelchen Teilen des Genitalapparates nicht feststellen, was allerdings wohl auf das recht mangelhafte Regenerationsvermögen am Vorderende der Lumbriciden und die infolgedessen verhältnismäßig beschränkte Zahl der wirklich gewonnenen, genügend langen Vorderregenerate zurückzuführen sein mag. Bei *Criodrilus* liegen diese Verhältnisse offenbar weit günstiger. Im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten der Lumbriciden regeneriert *Criodrilus* nach Verlust der vorderen 17—30 Körperringe eine genügende Anzahl davon, um den im 9.—15. Segment liegenden Geschlechtsapparat mehr oder weniger vollständig zu ersetzen.

Infolge dieses Verhaltens konnte durch Janda und Tirala in einer Reihe ganz unabhängig voneinander ausgeführten Versuche festgestellt werden, daß bei Verwendung einer genügenden Anzahl von Tieren (Janda operierte 300 Würmer auf die angegebene Weise, doch erzielte Tirala mit einer weit geringeren Anzahl ähnliche Ergebnisse) in zahlreichen Fällen nicht nur die Gonaden (Ovarien und Hoden), was von besonderem Interesse ist, sondern auch die übrigen Geschlechtsteile (Ei und Samenleiter, Atrien, Eier- und Samensäcke usw.) neu gebildet wurden. Daß dies in einer gewissen Unregelmäßigkeit geschieht, kommt hier für die Beurteilung weniger in Betracht, ist aber, wie schon oben bemerkt wurde, von entschiedener Bedeutung wegen des ähnlichen Verhaltens der in freier Natur gefundenen Lumbrikulen und der größeren Wahrscheinlichkeit des Zustandekommens ihres Genitalapparats auf dieselbe (regenerative) Weise. Hier interessiert die Tatsache der Wiederherstellung des Geschlechtsapparates in den

regenerierten Teilen deshalb, weil sie das an sich vermutete Heranwachsen und die vollständige Ausbildung der Teilstücke der vorher behandelten und andrer Anneliden zu Geschlechtsindividuen wahrscheinlich macht. Die besonders interessante und wichtige Frage, wie das Auftreten der Keimzellen in den neu gebildeten Körperteilen nach Verlust derjenigen, welche die Anlagen dazu von der Embryonalentwicklung her enthalten sollten, zu erklären ist, kann hier nicht behandelt werden, da sie zu weit in das Gebiet der Determinations- und Vererbungslehre hineinführen würde, doch wird noch Gelegenheit sein, in andrer Verbindung kurz darauf zurückzukommen (vgl. S. 403).

3. Fortpflanzung durch kleinere Teilstücke.

Wenn bei *Ctenodrilus* und, wie man aus diesem Verhalten sowie aus den künstlichen Teilungsversuchen schließen darf, wohl auch bei andern Anneliden, einzelne Körperringe zur Ablösung und weiteren Ausbildung gelangen, so hat man es schon mit verhältnismäßig geringwertigen Teilstücken zu tun, welche wesentliche Teile des Körpers neu zu bilden vermögen und, indem sie ihn gänzlich vervollständigen, zu einem tatsächlichen Fortpflanzungsakt führen. Letzteres ist in noch höherem Maße der Fall bei jenen Fortpflanzungserscheinungen, welche in der Ablösung sehr unbedeutender, unscheinbarer Teilstücke und deren Heranwachsen zu vollständigen Individuen bestehen. Derartige Vorgänge treten uns bei der Fragmentation, Laceration, Frustulation usw. der Actinien und Hydroidpolypen entgegen.

Abgesehen von der schon weiter oben erwähnten Abspaltung kleiner Teilstücke auf dem Wege der Autotomie können sich bei Actinien kleine, gegenüber dem Körperumfang recht unbeträchtliche Teilstücke von der Fußscheibe sondern und sich nach völliger Ablösung zu neuen Actinien heranbilden. Eine gewisse Ähnlichkeit mit diesem Vorgang hat die Ablösung kleiner Teilstücke vom Fuß mancher Hydroidpolypen, die sich dann ebenfalls zu vollständigen Polypen entwickeln. Desgleichen können sich auch bei den Hydroiden an schlauchförmigen Seitenzweigen innerhalb des Perisarks kleine, ebenfalls gegenüber dem ganzen Tier höchst unansehnliche Stücke des Weichkörpers isolieren, um später nach Verlassen der Perisarkhülle einen Hydranthen zu bilden und nach Festsetzen an geeignetem Ort zu einem neuen Hydroidenstöckchen auszuwachsen[1]. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß bei der Her-

[1] Eine eingehende Darstellung der hier behandelten Vorgänge wurde im Kapitel »Ungeschlechtliche Fortpflanzung« unsres Lehrbuchs d. vgl. Entwicklungsgeschichte (Allg. Teil, Lief. 4) gegeben, worauf auch im Hinblick auf die von den Autoren darüber geäußerten Anschauungen verwiesen sei.

ausbildung des vollständigen Tieres aus solchen unbedeutenden Teilstücken zumal dann, wenn diese wie bei den Actinien und einigen Hydroidpolypen nicht alsbald zur Knospung übergehen, Regenerationsvorgänge eine wichtige Rolle spielen und somit bei dieser eigenartigen Fortpflanzungsweise die Verhältnisse recht ähnlich liegen wie bei den durch Autotomie oder durch künstliche Abtrennung erzielten Teilstücken, von denen weiter oben (S. 368 ff.) die Rede war.

Als kleine Teilstücke des Körpers, die sich von ihm ablösen und selbständig werden können, erscheinen schließlich auch die Knospen, deren Ablösung freilich mehr oder weniger komplizierte Entwicklungsvorgänge vorauszugehen pflegen. Wenn letzteres in geringerem Maße der Fall ist, wie etwa bei den sogenannten Brutknospen der Schwämme, tritt die Ähnlichkeit mit der Ablösung bloßer Körperteilstücke noch mehr hervor. Die Auffassung der im Körperinnern zur Sonderung gelangenden Teilstücke, wie etwa der Sorite und Gemmulae der Schwämme, dürfte wegen deren geringer Differenzierung auf Schwierigkeiten stoßen. Gerade auf das letztere Verhalten wird noch mehrfach zurückzukommen sein (vgl. S. 381 und 396).

Der Isolierung von Teilen des Organismus ist nach den neueren experimentellen Untersuchungen insofern eine höhere Bedeutung zuzuschreiben, als mit den zur Wiederherstellung des Ganzen führenden Neubildungsvorgängen eine größere Energie des Lebensprozesses einsetzt, als sie vorher vorhanden war. Nach der Ablösung pflegen zunächst Rückbildungsvorgänge einzutreten, wie sie bei der Trennung vom übrigen Körper und der Überführung des Teilstückes in ein werdendes Ganze unvermeidlich sind, indem geschädigte Teile oder solche, die in der ihnen eigenen und für das Ganze berechneten Organisation bei der Neubildung nicht verwendbar sind, allmählicher Auflösung und Umarbeitung entgegengeführt werden. Auch hierzu bedarf es einer gewissen Energie des Organismus, die dann im erhöhten Maße mit den nunmehr beginnenden Neubildungsprozessen eintritt. Es kann eine Art Auffrischung einzelner Partien oder wenn nötig des gesamten Teilstücks stattfinden. Schon darin kommt eine Erhöhung der Lebensenergie zum Ausdruck, die sich im Verlauf der weiteren Umbildungs- und Neubildungsvorgänge noch steigern kann.

Es scheint, daß, je geringer das Teilstück ist und je mehr ihm also vom Ganzen fehlt, desto stärker die Energie sein kann, mit welcher die Regulations- und Restitutionsprozesse verlaufen. In dieser Beziehung wurde gerade für Anneliden (*Lumbriculus, Podarke*) von Morgulis festgestellt, daß »isolierte Segmente verhältnismäßig mehr

als Segmentgruppen (*Podarke*) regenerieren und daß, je kleiner das Wurmstück, desto schneller das Regenerationstempo ist (*Lumbriculus*)«. Dementsprechende Beobachtungen lassen sich auch bei andern Tieren machen und für Teilstücke von Planarien konnte Child eine mehr oder weniger weit gehende »Verjüngung« feststellen. Sie ist auch den aus solchen Teilstücken durch Regeneration entstandenen Individuen eigen und daraus ist zu erkennen, daß sich diese gegen äußere Einwirkungen widerstandsfähiger erweisen als diejenigen Individuen, von denen sie herstammen.

Da bei den auf ungeschlechtlichem Wege (durch Teilung) entstehenden Individuen die zu ihrer Ausbildung führenden Um- und Neubildungsvorgänge mit den bei künstlicher Abtrennung von Teilstücken und ihrer Wiederherstellung sich abspielenden Erscheinungen viel Übereinstimmendes zeigen, konnte bei ihnen ähnliches vorausgesetzt werden, und diese Erwartung bestätigte sich nach den Angaben von Child (1911 und 1912). Für die von ihm darauf untersuchten Planarien und Cölenteraten kommt er zu dem Ergebnis, daß bei ihnen die ungeschlechtliche Fortpflanzung ebenfalls mit einer Auffrischung der Organisation verbunden ist, also eine Verjüngung des Körpers zur Folge hat. Wenn das richtig ist, der Nachweis dürfte freilich nicht ganz leicht zu führen sein, so ergäbe sich daraus eine weitere wichtige Bedeutung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Schließlich wird es kaum anders sein können, zumal bei solchen Tierformen, die sich durch viele Generationen und lange Zeiträume ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen. Ein gewisser Aufschwung und eine Erneuerung, die man sonst dem Befruchtungsakt zuzuschreiben pflegt, müßte dann allerdings angenommen werden und dürfte mit Child am ehesten in die Zeit der De- und Redifferenzierungsprozesse zu verlegen sein. Ähnliches gilt gewiß auch für die Knospungsvorgänge, bei denen aus verschiedenen Gründen auf das Stattfinden derartiger Verjüngungsprozesse zu schließen ist; es wird darauf in andrer Verbindung zurückzukommen sein (vgl. S. 382).

Mit derartigen Betrachtungen lassen sich bis zu einem gewissen Grade die von Montgomery (1906) über die Aufgabe der ungeschlechtlichen Fortpflanzung geäußerten Anschauungen vereinigen; allerdings sind sie von denen über die Amphigonie kaum zu trennen. Insofern sich nach seiner Annahme bei der Fortpflanzung gewisse Teile (im allgemeinen wohl die Keimzellen) von dem einem allmählichen Untergang geweihten Körper frei machen, stehen diese, auch wenn es sich um monogonetische Vorgänge handelt, als jugendliche, entwicklungsfähige Teile dem alternden Organismus gegenüber, von welchem sie abstammen. Da sie dann,

wenn es sich um wirkliche Teilungs- (nicht Knospungs- oder geschlechtliche) Vorgänge handelt, einen meist sehr beträchtlichen Bestandteil des Körpers bildeten, so ist zumal bei der Weiterführung desselben Fortpflanzungsmodus das Eintreten eines Verjüngungsprozesses in der oben angedeuteten Weise als wahrscheinlich anzunehmen.

Wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, erscheint es unerläßlich, mit diesen Betrachtungen solche über die geschlechtliche Fortpflanzung zu verbinden, zumal sie sich doch früher oder später an die Monogonie anzuschließen pflegt. Insofern wird darauf weiter unten (S. 398) noch einzugehen sein, wenn es auch allerdings in dem Rahmen dieser Betrachtung nur kurz geschehen kann.

4. Vegetative Fortpflanzung.

Wenn bei den Tieren von »vegetativer Fortpflanzung« gesprochen wurde, geschah dies im Hinblick auf die bei den Pflanzen obwaltenden Fortpflanzungsverhältnisse. Als kennzeichnend für die Vermehrungen auf vegetativem Wege wird dabei betrachtet, daß »ganze vielzellige Stücke eines Muttertiers, die sich zuvor durch lebhaftes Wachstum vergrößert haben, sich ablösen und zu selbständigen Organismen auswachsen« (R. Hertwig 1899). Etwa in diesem Sinne hat sich der Begriff in neuerer Zeit eingebürgert (Hesse-Doflein, Häcker, Godlewski u. a.). Dabei wird auf die zu dieser Art der Fortpflanzung führenden Wachstums- und Entwicklungsvorgänge mit Recht besonderes Gewicht gelegt. Der Vergleich allerdings mit den Pflanzen stößt auf gewisse Schwierigkeiten, da bei ihnen weit mehr als bloßer Wachstumsvorgang erscheint, was wir bei den Tieren unter den Begriff der Fortpflanzung zu stellen haben. Es hängt dies einfach mit dem Individualitätsbegriff zusammen, der bei den Tieren ein viel schärfer umschriebener ist als bei den Pflanzen. Irgendwelche Reiser oder sonstige, geringfügigere Teile wie Blätter, Stengel-, Blattstücke usf. können vom übrigen Körper der Pflanze losgelöst werden und sich bewurzeln, um zu einer Pflanze heranzuwachsen, die sich in nichts von derjenigen unterscheidet, welcher das betreffende Teilstück entstammte. Dies ist ein Vorgang, der sich gewiß mit der bei einer Anzahl, immerhin bei nicht sehr vielen Tieren vorkommenden Autotomie vergleichen läßt, der aber bei diesen nicht im entferntesten den Umfang und die Bedeutung erlangt, die ihm für die Pflanzen zukommt.

Löst sich bei einem Tier ein mehr oder weniger umfangreiches Stück vom Körper ab, und ist dieses imstande, sich zu einem vollständigen Tier zu vervollkommnen, so dürfte zumal dann, wenn dieser Vorgang

sich beliebig oft und regelmäßig wiederholt, kaum etwas dagegen einzuwenden sein, ihn als Fortpflanzungsakt anzusprechen. Bei den Pflanzen ist man zum mindesten zweifelhaft und jedenfalls recht bedenklich, ob man dies tun soll, aus dem einfachen Grunde, weil zwischen Wachstum und Fortpflanzung häufig kaum ein rechter Unterschied zu machen ist. »Wenn an einer Weide ein Seitenzweig entsteht, der ganz die gleichen Eigenschaften hat, wie der Hauptzweig, so wird niemand von einer Fortpflanzung reden, da ja der Zweig nur zur Vergrößerung des Baumes beigetragen hat. Wird aber derselbe Zweig vom Winde abgerissen, so kann er sich bewurzeln und den Ausgang eines neuen Baumes bilden; dann hat also eine Fortpflanzung stattgefunden« (JOST 1908)[1]. Letzteres hat man jedoch vielfach nicht anerkennen wollen, sondern betrachtete den abgelösten Zweig auch weiterhin als einen bloßen Teil des betreffenden Individuums. Dies führt aber bei den durch Stecklinge sich fortpflanzenden Arten zu unhaltbaren Widersprüchen, und schon vor langen Jahren ist von SCHLEIDEN darauf hingewiesen worden, daß die 2000 Pappeln einer meilenlangen Chaussee unmöglich als ein einziges Individuum angesehen werden könnten. Dem ist hinzuzufügen, daß eine ganze Anzahl Kulturpflanzen, wie der Weinstock, der Feigenbaum, die Banane und manche andre seit Jahrhunderten und Jahrtausenden ganz oder so gut wie ausschließlich auf nicht geschlechtlichem Wege vermehrt wurden, ohne daß eine Verminderung ihrer Lebensfähigkeit zu bemerken ist; denn wo man eine solche, wie bei der Pyramidenpappel, beim Weinstock u. a. feststellen zu können glaubte, ist dieser vermutliche Nachweis anscheinend immer recht zweifelhaft geblieben.

Wenn man also schließlich nicht umhin kann, diese mehr zufällige oder auf künstlichem Wege erfolgende Art der Fortpflanzung tatsächlich für eine solche zu erklären, so dürfte dies um so berechtigter erscheinen, als auch davon Übergänge zu gewissen Erscheinungen führen, die kaum anders denn als Fortpflanzungsakte zu bewerten sind. Das gilt z. B. für die Ausbildung von Seitenzweigen in Form knospentragender Ausläufer. Wie in dem allbekannten Fall der Erdbeere treiben diese in einiger Entfernung vom Stock Wurzeln, und indem sie an

---

[1] Auch E. BAUR betont in seiner soeben erschienenen Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreich (Kultur der Gegenwart, IV, 3, 1917), daß bei vielen Pflanzen Fortpflanzung und Wachstum kaum zu unterscheiden und nur ganz künstlich gegeneinander abzutrennen sind. Die Fortpflanzung definiert er einfach als »die Erzeugung neuer Individuen gleicher Art aus Teilstücken einer oder mehrerer Individuen«. (Anmerkung bei der Korrektur.)

dieser Stelle neue Triebe bilden, entsteht eine durch Schwinden des Ausläufers selbständig werdende Pflanze (Fig. 1), wie auch eine ganze Anzahl solcher dadurch geliefert werden kann, daß sich der Vorgang sowohl an der Mutterpflanze wie an den Tochterpflanzen mehrfach wiederholt. Mit dieser Art der vegetativen Fortpflanzung zeigt eine gewisse Ähnlichkeit die Stolonenbildung bei Hydrozoen, Scyphozoen, Pterobranchiern und Ascidien. Strangartige Fortsätze werden auch bei den genannten Tieren in mehr oder weniger weite Entfernung vom Muttertier ausgesandt, um an ihnen durch Knospung neue Individuen entstehen zu lassen. In diesen Fällen kann sowohl bei den Pflanzen wie bei den Tieren die Bewertung des Vorgangs als Fortpflanzungsakt jedenfalls keinem Zweifel unterliegen.

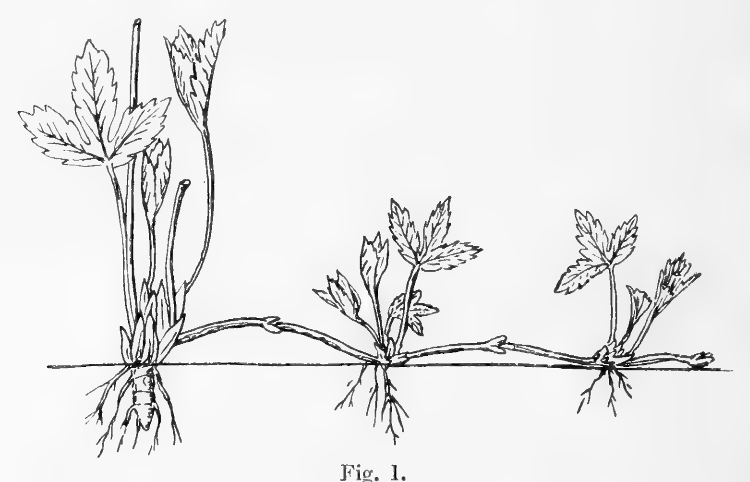


Fig. 1.
Erdbeerstock mit Ausläufer und daran entstehenden neuen Pflanzen (aus Möbius).

Ebensowenig dürfte letzteres bei der Ausnützung von Dauerzuständen zu Vermehrungszwecken der Fall sein, wie sie bei manchen Pflanzen gefunden werden und ebenfalls mit gewissen Vorgängen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tieren vergleichbar sind. Gemeint sind die Knollen oder zwiebelähnlichen Gebilde, welche unter- und oberirdisch an Seitenwurzeln, in Blattachseln usw. auftreten. In ihnen pflegen Reservestoffe angesammelt zu werden, die ein längeres Überdauern dieser Gebilde und ein Ausharren bis zum Eintritt geeigneter Entwicklungsbedingungen gestatten, worauf dann die neue Pflanze aus ihnen hervorgeht. Es sei nur auf die landläufigen Beispiele der Kartoffel und Topinambur, sowie auf das Verhalten einiger Gräser, Orchideen und Ranunculaceen von neuem aufmerksam gemacht,

welche derartige Fortpflanzungskörper an den oberirdischen Teilen hervorbringen und insofern von besonderem Interesse sind, als sie durch lange Zeiträume ausschließlich auf diese vegetative Fortpflanzungsweise angewiesen sein können (Möbius 1897).

Diese Fortpflanzungskörper, bei denen es sich um Isolierung von knospentragenden Wurzel- oder Stammteilen handelt, erinnern in gewisser Weise an die, ähnlichen Zwecken dienenden Dauerzustände bei einigen, besonders stockbildenden Tieren. Solche eigenartige Fortpflanzungskörper treten in verschiedenen Formen an den Bryozoenstöcken auf, sei es als irgendwie modifizierte Knospen des Stockes selbst oder seiner Ausläufer, die sich in einem Rückbildungs- und Dauerzustand befinden. Zumeist sind sie von schützenden Hüllen umgeben, nach deren Sprengung sie unter geeigneten äußeren Verhältnissen zu neuem Leben und weiterer Entwicklung erwachen. Derartige Hibernacula oder Winterknospen finden sich als mit Nährstoffen angefüllte, von der Hülle umkapselte sterile Knospen in einigermaßen ähnlicher Weise bei *Rhabdopleura*. Als Dauerknospen sieht man auch die aus mehreren Zellschichten bestehenden und ebenfalls von einer (Cellulose-)Hülle umschlossenen stolonialen Knospen der Ascidien (*Clavellina*) an, die bei dem mit Eintritt der ungünstigen Jahreszeit stattfindenden Rückbildungsprozeß des Körpers aus dessen Zellenmaterial gerettet werden, wahrscheinlich um später ein neues Individuum zu liefern.

Eine den letzteren Einrichtungen vergleichbare Sonderung wenig differenzierten Zellenmaterials findet offenbar auch bei der Erzeugung der Statoblasten und Gemmulae statt. Zu den Statoblasten der Bryozoen leiten bereits die vorher erwähnten Winter- oder Dauerknospen hinüber. Allerdings besteht ein Unterschied darin, daß die Statoblastenanlagen ganz im Innern des Körpers in Gestalt kleiner, nur aus wenigen Zellen bestehenden Komplexe auftreten. Diese werden dann erst durch rege, fortschreitende Zellteilungen und weitere Entwicklungsvorgänge zu den zellenreichen, von einer kunstreich aufgebauten Chitinhülle umgebenen Fortpflanzungskörpern. Als solche kennt man die Statoblasten schon lange und so erscheinen sie auch wieder durch die von Buddenbrock zur Nachprüfung ihrer Entstehungsweise vorgenommenen neueren Untersuchungen.

Ähnlich dürfte es sich mit den freilich einer ganz andern und weit nieder stehenden Gruppe des Tierreichs angehörenden Gemmulis der Poriferen verhalten. Auch bei ihnen handelt es sich um die Sonderung anfangs kleinerer, später an Umfang zunehmender Zellenkomplexe im Körperinnern, welche wie die Statoblasten von mehr oder weniger kom-

plizierten Hüllen umgeben sind und von diesen so lange gut geschützt werden, bis sie beim Eintritt günstiger Lebensverhältnisse den in ihnen ausgebildeten Keim zu weiterer Entwicklung entlassen.

In den zuletzt besprochenen Fällen gehen dem Selbständigwerden des Körperteilstücks bzw. der Knospe Umwandlungsprozesse voraus, die nicht eigentlich und jedenfalls nicht direkt zur Ausbildung des neuen Organismus gehören. Entweder handelt es sich dabei um Rückbildungs- bzw. Dedifferenzierungsvorgänge oder aber um die Verwendung noch indifferenten Materials, was sich im einzelnen kaum mit einiger Sicherheit entscheiden läßt. Jedenfalls aber liegen alle Anzeichen vor, daß eine »Verjüngung« von Teilen des Körpers in dem weiter oben (S. 377) besprochenen Sinn als Ausgangspunkt für die auf ungeschlechtlichem Wege erfolgende Bildung neuer Individuen stattgefunden hat. Wie verschiedenartig die betreffenden Vorgänge in ihrem Vollzug auch sind, so führen sie in dieser Beziehung doch zu einander entsprechenden Endwirkungen. Mit den bei den Pflanzen obwaltenden Verhältnissen kann eine Übereinstimmung darin gefunden werden, daß undifferenziertes oder wenig differenziertes Material zum Ausgangspunkt der Neubildung dient.

Das Zurückgehen auf nur wenige Zellen, die den Anlaß zur Bildung des neuen Individuums geben, ist bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tiere verhältnismäßig selten. Wenigstens ist vorläufig anzunehmen, daß ein solches Verhalten bei der Knospenbildung im Gegensatz zu den für einige Formen mit Bestimmtheit gemachten und für andre gelegentlich wiederkehrenden Angaben nicht als eine weiter verbreitete Erscheinung anzusehen ist. Von einem dieser Fälle, der allerdings besonders eigenartig ist, wird in andrer Verbindung noch weiter zu sprechen sein (S. 389). Einstweilen muß man annehmen und man ist immer wieder darauf zurückgekommen, daß die Knospung bei denjenigen Tieren, bei welchen sie wie bei den Cölenteraten und Bryozoen eine besonders wichtige Rolle spielt, zwar an einem recht beschränkten Bezirk des Körpers, aber immerhin unter Beteiligung eines aus verschiedenartigen Zellenelementen bestehenden, d. h. im allgemeinen aus verschiedenen Keimblättern stammenden Zellenkomplexes erfolgt. Inwiefern es sich dabei um indifferente oder durch Rückdifferenzierung gewonnene Elemente handelt, soll hier nicht untersucht werden. Eine »Verjüngung« wird so oder so mit dem Vorgang verbunden und bei der großen Zahl der auf diesem Wege einander folgenden Generationen und Individuen auch kaum zu entbehren sein.

Die Beurteilung der Knospenvorgänge in letzterer Hinsicht wird

durch die zumeist ungenügende Kenntnis ihres Beginns außerordentlich erschwert. Dies gilt z. B. für die eigenartigen Podocysten des Scyphistoma von *Chrysaora*. Sie wären den Statoblasten der Bryozoen und den Gemmulis der Poriferen anzuschließen, wenn ihre Anlage im Körperinnern erfolgt, wie dies aus Hérouards Darstellung hervorzugehen scheint. Es mag allerdings sein, daß sich die letztere mit Hadzis Anschauung vereinigen läßt, wonach die Podocyste eher als modifizierte Knospe des Scyphistoma, nicht unähnlich den vorher erwähnten Winterknospen verschiedener Tiere erscheinen würde. Danach entstände sie unter Beteiligung der verschiedenen Körperschichten an der Basis des Polypen, wohin sie offenbar aus praktischen Gründen, wahrscheinlich des besseren Schutzes wegen, verlegt wäre. Rückdifferenzierungen dürften auch dabei eine Rolle spielen und entsprechen anscheinend den Auffassungen der genannten beiden Autoren.

Es ist anzunehmen, daß solche Vorgänge auch bei der obenerwähnten Abtrennung kleinerer Stücke (Fragmentation, Lazeration, Frustulation usw.) eine Rolle spielen, abgesehen davon, daß zwischen diesen Erscheinungen und der Podocystenbildung möglicherweise eine gewisse Übereinstimmung besteht. Abgetrennte Teile des Hydroidenkörpers, zumal wenn sie noch von der Perisarkhülle umgeben sind, zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen Dauerknospen. Im Hinblick auf ihre Zusammensetzung wie ihr späteres Schicksal wäre es von entschiedenem Interesse, noch genaueres darüber zu erfahren, abgesehen von der uns bekannten Tatsache, daß aus ihnen ähnlich wie aus der *Planula*-Larve nach der Festsetzung ein neuer Polyp hervorgeht.

Auf die besondere Art der Abschnürung kleiner Teilstücke vom Hydroidenkörper wurde nochmals zurückgekommen, weil sie sich mit jener Art vegetativer Fortpflanzung der Pflanzen in Parallele bringen läßt, bei welcher ebenfalls unbedeutende, wenig differenzierte Stücke vom Pflanzenkörper abgetrennt werden, um sich später weiter auszubilden und eine neue Pflanze zu liefern. Auch rein äußerlich kann eine, allerdings recht entfernte Ähnlichkeit vorhanden sein, wenn man z. B. an die infolge reger Zellteilungen und gesteigerten Wachstums der Pflanze entstandenen Fadenstücke (Hormogonien) der Cyanophyceen denkt, welche sich als von einer Hülle umgebene Zellkomplexe von dem Algenkörper ablösen.

Dem Begriff einer vegetativen Fortpflanzung bei Tieren in besonders starker Weise dürften Teilungsvorgänge entsprechen, wie sie in ziemlich regelloser Weise sowohl bei stockbildenden Formen wie an Einzeltieren vorkommen. Abgesehen von der schon erwähnten Ablösung

kleinerer Teile des Hydroidenstockes wurde an den freibeweglichen, bandförmigen Stöcken der *Cristatella* beobachtet, wo sich infolge des Auftretens von Einschnürungen und lappenförmigen Ausbuchtungen schließlich Teile des Stockes abtrennten und für sich weiterlebten (Braem, Wesenberg-Lund). Es scheint, daß der Vorgang zeitweise zu einer starken Vermehrung der Kolonien führt.

Abtrennung einzelner Körperteile bewirkt auch bei den Schwämmen die Bildung neuer Individuen, wofür das schon vor langen Jahren von F. E. Schulze beobachtete eigenartige Verhalten der *Oscarella lobularis* ein sehr geeignetes Beispiel bildet. Papillenartige Erhebungen des Schwammes, in welche sich dessen Hohlraum fortsetzt und die den Bau der Schwammwand zeigen, lösen sich als kugelförmige Körper von der Schwammoberfläche ab, um einige Tage frei herum zu schwimmen, sich dann festzusetzen und zu einer neuen Schwammkruste auszuwachsen. Wenig fest umschrieben erscheinen die sogenannten Brutknospen der Kieselschwämme (Donatien, Hexactinelliden), wenn auch zu ihrer Ausbildung immerhin eine weitergehende Vorbereitung als bei jenen getroffen wird (F. E. Schulze, O. Maas, Eichenauer). An ein Nadelbündel geheftet, das der Knospe als Stiel dient, rückt sie allmählich von der Schwammoberfläche ab, um dadurch zu selbständiger Existenz zu gelangen.

Es ist hauptsächlich die mit dem Bau des Muttertiers bereits mehr oder weniger übereinstimmende Beschaffenheit des Teilstücks (der Knospe usw.), welche zu dem Vergleich mit der vegetativen Vermehrung der Pflanzen herausfordert. Obwohl dies auch für die sich vom Körper ablösenden und sich wieder ergänzenden Teile bereits höherstehenden Tierformen, wie Echinodermen und Anneliden zutrifft, tritt es in besonders auffallender Weise bei einfacher gebauten Tieren, wie etwa bei den sich auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Medusenlarven hervor. Der Vorgang vollzieht sich in ungemein einfacher Weise dadurch, daß lappenförmige Ausbuchtungen an der bewimperten (*Planula*-)Larve auftreten und durch immer tiefer vordringende Einschnürungen vom übrigen Körper abgeschnürt werden. So verhält es sich auch ungefähr beim *Trichoplax*, wobei die Frage, ob er wirklich eine Medusen(*Eleutheria*)-Larve ist oder nicht, unberührt bleiben kann. Die bewimperte Platte schnürt sich biskuitförmig ein, worauf beide Teile voneinander abrücken und die zunächst noch zwischen ihnen bestehende Verbindungsbrücke schließlich einreißt, ganz ähnlich wie bei der Amöbenteilung. Zwei gleichwertige Hälften und damit also zwei neue Individuen des so ungemein einfach gebauten Tieres sind auf diese Weise entstanden (Fig. 2).

In den verschiedenen hier herangezogenen Fällen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung handelt es sich stets um eine solche durch mehr oder weniger umfangreiche Zellenkomplexe. Diese können sich auf der Ausbildungsstufe des Mutterorganismus befinden oder aber beträchtlich hinter ihr zurückstehen, um sie erst in kürzerer oder längerer Zeit nach der Ablösung wieder zu vollständiger Entwicklung zu bringen. In beiden Fällen ist der Vergleich mit der vegetativen Vermehrung der Pflanzen möglich, wenn er auch vielleicht im ersteren Fall mehr auf der Hand liegt. Insofern aber auch bei der Pflanze die von ihr ab-

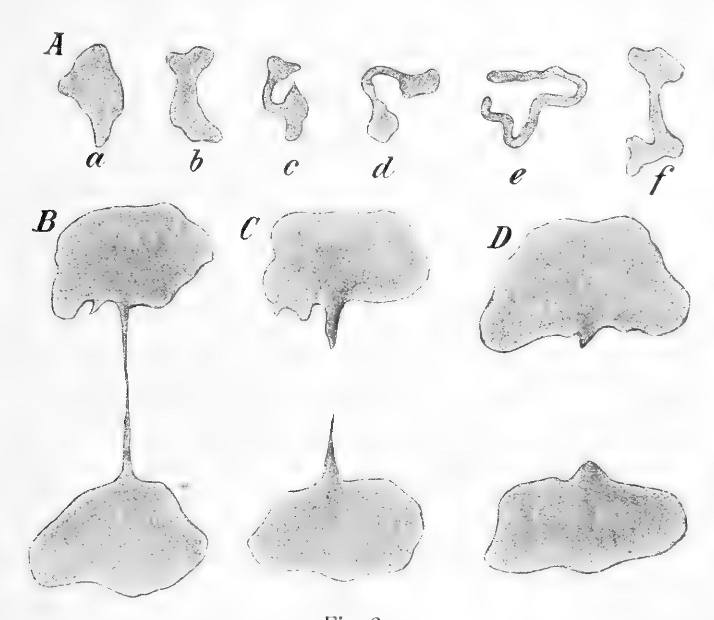


Fig. 2.

Trichoplax adhaerens. A in verschiedenen Formzuständen (*a—e*) und in Vorbereitung zur Teilung (*f*), *B—D* die späteren Stadien des Teilungsvorgangs (nach F. E. Schulze).

getrennten, zur Lieferung eines neuen Organismus befähigten Teile, nur erst wenig differenziert, d. h. im Knospenzustand befindlich sein können, trifft der Vergleich auch dafür zu. Die Botaniker freilich tragen, wie erwähnt, vielfach Bedenken, für ihr Gebiet das als »Fortpflanzung« zu bezeichnen, was sich von den sonst an der Pflanze wahrnehmbaren Wachstumsvorgängen kaum unterscheidet und neigen mehr dahin, von Fortpflanzung im eigentlichen Sinne erst dann zu sprechen, wenn von der Pflanze besondere, der Erzeugung neuer Individuen dienende Organe hervorgebracht werden. Dies würde schließlich auf eine Beschränkung des Begriffs Fortpflanzung auf eine solche durch Einzel-

zellen hinauskommen, bei welcher die Botaniker dann eine ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung unterscheiden. Daß dies auch für die Tiere gelte, wird zwar in einzelnen Fällen behauptet, dürfte aber kaum unbedingt sicher sein. Jedenfalls zeigt die cytogene Fortpflanzung der Tiere einen weit geschlosseneren Charakter, so daß es nahe lag, sie mit der geschlechtlichen Fortpflanzung zu identifizieren und sie der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, d. h. der durch Zellenkomplexe gegenüberzustellen. Gegen die Bezeichnung der letzteren als »vegetative Fortpflanzung« ist kaum etwas einzuwenden, nur ist im Gegensatz zu den im Pflanzenreich obwaltenden Verhältnissen festzustellen, daß es sich bei den Tieren entsprechend deren enger begrenzten Körperindividualität immer um einen ausgesprochenen Fortpflanzungsakt handelt.

5. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen und Metazoen.

Die für die Metazoen gegebene Kennzeichnung der »vegetativen Fortpflanzung« als eine solche durch Zellenkomplexe fällt für die Protozoen von vornherein aus. Nichtsdestoweniger kann auch nach dieser Richtung eine gewisse Übereinstimmung vorhanden sein. Wenn die Kolonien der Radiolarien (Polycyttarien) sich durch Teilung zerlegen, so erinnert das gewiß an die Zerteilung des Cristatellenstockes. Vielkernige Amöben und Heliozoen, *Trichosphaerium*, ja sogar Infusorien (*Opalina*, Fig. 3a) können sich in zwei oder mehr Stücke teilen, von denen jedes zahlreiche Kerne enthält. Die unregelmäßige Art, wie diese Teilung bei den Amöben und *Trichosphaerium* (Fig. 3b) ebenso wie bei *Opalina* erfolgt, zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit jenen vorher besprochenen Vorgängen der vegetativen Fortpflanzung etwa bei *Trichoplax* oder den Medusenlarven. Der Vergleich liegt nahe, weil es sich um vielkernige Teilstücke handelt.

So zeigt überhaupt die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen in ihrem Verlauf eine große Übereinstimmung mit derjenigen der Metazoen. Wie bei diesen findet man eine Quer- und Längsteilung, eine Teilung mit und ohne vorhergehende Anlage der neu zu bildenden Körperteile (Para- und Architomie), sowie Knospungsvorgänge, die in ihrem Vollzug wie im Ergebnis (Ablösung oder Vereinigtbleiben der Teilstücke, Koloniebildung) denen der Metazoen außerordentlich gleichen. Man pflegte sie deshalb ohne weitere Bedenken zusammen zu behandeln und untereinander zu vergleichen, als ob sie voneinander herzuleiten seien. Daß letzteres unmöglich der Fall sein kann, hat besonders R. Hertwig in eingehender und überzeugender Weise dargelegt, nachdem schon früher gelegentlich darauf hingewiesen worden

war, daß die Knospungs- und Teilungserscheinungen der Metazoen keinesfalls ein von den Protozoen übernommenes Erbstück darstellten (v. KENNEL, A. LANG). Insofern sich die Monogonie der Metazoen

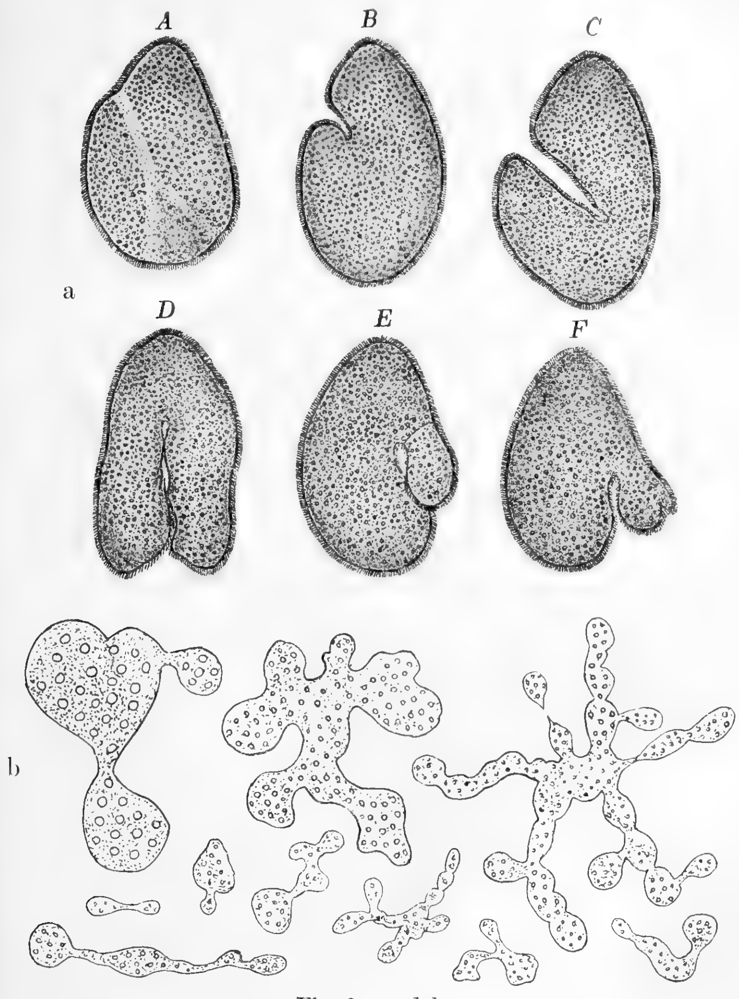


Fig. 3a und b.

Fig. a. Verschiedene Teilungszustände von *Opalina ranarum*. *A*—*C*, Teilung in schräger Richtung; *D*, Längsteilung; *E* und *F*, Abschnürung kleinerer Teilstücke, die auch an anderen Stellen und in anderer Richtung (*A*) erfolgen kann (nach C. TÖNNIGES). — Fig. b. *Trichosphaerium Sieboldi* in verschiedenen Zuständen der Abschnürung von Teilstücken (Vielteilung) und Zweiteilung, nach SCHAUDINN.

an ihrem vielzelligen Körper unter Beteiligung zumeist mehrerer Körperschichten vollzieht, bei den Protozoen aber an die eine Zelle gebunden ist, mit deren Teilung diejenige der Eizelle vergleichbar wäre, können

jene Vorgänge nicht aufeinander zurückgeführt werden. Trotz der rein äußerlichen Übereinstimmung erscheinen sie vielmehr bei den Metazoen als Neuerwerbungen, während die Zurückführung der geschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen auf diejenige der Protozoen einer solchen Schwierigkeit nicht begegnet, sondern im Gegenteil die äußere wie innere Übereinstimmung zwischen diesen an Einzelzellen sich abspielenden Vorgängen eine sehr große ist.

Unter diesen Umständen ist es nicht angängig, bei einer Durcharbeitung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Tiere und bei dem Versuch, die äußerst mannigfaltigen Erscheinungen in ein System zu bringen, Protozoen und Metazoen zusammen zu behandeln und sie allenthalben miteinander in Beziehung zu setzen, wie es in der kürzlich erschienenen Arbeit Deegeners geschieht. Zur Erläuterung der verschiedenen Teilungs- und Knospungsvorgänge werden innerhalb der neu aufgestellten Kategorien sowohl Beispiele aus dem Protozoen- wie Metazoenreich aufgeführt, miteinander verglichen und die einen zur Erklärung des Verhaltens der andern benützt. So wird die Knospung der *Hydra* zur Klärung der Knospungserscheinungen einiger Suctorien herangezogen und die Betrachtung der Teilung von *Autolytus* führt zu demselben Ergebnis wie der entsprechende Vorgang bei einer *Euglypha* (S. 603 und 604). Nachdem die Teilung von *Paramecium* behandelt wurde, werden »als Beispiele für denselben Teilungsmodus aus den Metazoen noch folgende herausgegriffen: *Protohydra, Gonactinia, Lumbriculus*« und es heißt bei dieser Gelegenheit, daß bei *Protohydra* »der Teilungsmodus noch einfacher ist als bei *Paramaecium* (S. 609 und 610). Von der unvollständigen Längsteilung wird gesagt, daß sie »nicht auf die Protozoen beschränkt ist, sondern auch bei manchen Metazoen beobachtet wird, z. B. bei den Anthozoen« (S. 616) und nach Besprechung der heterogenen (epigenen) Hete otomie eines Hydroidpolypen, des *Hypolitus peregrinus*, wird bemerkt, daß »auch bei den Protozoen die epigene Heterotomie vorkommt, z. B. bei *Acanthocystis aculeata*« (S. 626). Ebenfalls bei einem Hydroidpolypen (*Haleremita cumulans*) wird dessen Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in bestimmter Weise gekennzeichnet. Wegen des Verhaltens der Tochter gegenüber dem Muttertier »kann man von einer epigenen Knospung sprechen (*Haleremita* usw.), besitzt die Tochter jedoch (wie bei *Ephelota*) der Mutter gegenüber positive Merkmale (Cilien), so kann diese Form vorübergehend heterogener (metabologener) Knospung als metagene von der epigenen unterschieden werden« (S. 645).

Bei der weiteren Behandlung der Knospungserscheinungen kommt Deegener auch auf die sogenannte unvollständige Knospung (imperfekte Astologonie) zu sprechen, bei der verschiedene Formen zu unterscheiden sind. »Als endogene begegnet uns die homogene unvollständige Knospung bei Sphaerozoen (?) und Cestoden« (S. 650). So werden fortgesetzt Dinge ganz heterogener Natur zueinander in Beziehung gesetzt, was der Sache selbst nicht dienlich, sondern eher geeignet ist, in ihr, nachdem sie so weit geklärt war, von neuem Verwirrung zu stiften. Das erscheint insofern bedauerlich, weil es im übrigen ein verdienstliches Unternehmen war, die Fülle der verschiedenartigen Erscheinungen zu ordnen und in ein gewisses System zu bringen. Aus diesem müssen notgedrungen die Protozoen wegbleiben, so groß auch die äußere Übereinstimmung der Erscheinungen sein mag, denn immer handelt es sich bei ihnen nur um den, allerdings in recht verschiedenartiger Weise erfolgenden Ablauf einer Zellteilung, während bei den Metazoen selbst dann, wenn der Ausgangspunkt ausnahmsweise nur eine Zelle zu sein scheint, die Teilprodukte sich alsbald aus Zellengruppen und Zellenschichten zusammengesetzt erweisen.

6. Knospenbildung und Keimzellen.

Wiederholt wurde der Versuch gemacht, gewisse Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, denn nur bei wenigen erweist sich ein derartiger Versuch überhaupt als durchführbar, dadurch dem Verständnis näher zu bringen, daß man die Entstehung der Teilprodukte auf wenige und womöglich nur auf eine Zelle zurückzuführen suchte. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, wie bedeutungsvoll es für die Auffassung der Monogonie sein müßte, wenn dieser Versuch gelänge, weil dadurch die »vegetative Fortpflanzung« der Metazoen in die durch Einzelzellen (cytogene Fortpflanzung) hinübergeleitet werden könnte.

Seit der Bearbeitung des betreffenden Kapitels in unserm Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte ist auch diese Frage von neuem in Angriff genommen worden. Im Anschluß an die von Chun aufgefundene und von Trinci bestätigte, höchst eigenartige Knospung der Margeliden wurde dort bereits über eine zwar nur kurze, aber sehr bemerkenswerte und inhaltsreiche Arbeit von F. Braem berichtet, wonach die Knospen der Margeliden nicht nur aus dem äußeren Keimblatt (allein ohne Beteiligung des inneren Blattes) entstehen, sondern sogar die engste Beziehung zu den an derselben Stelle liegenden Keimzellen haben, d. h. aus ihnen hervorgehen sollen. In einer späteren Mitteilung hielt Braem diese Auffassung aufrecht, indem er von einer Knospung durch Keim-

zellen (Gonoblastie) sprach und hervorhob, daß »die knospenbildenden Zellen den jungen Keimzellen vollständig gleichen, daß beide in derselben Keimschicht, dem Hautblatt gelegen sind, daß Knospen- und Geschlechtszellen an denselben Punkten der Körperoberfläche auftreten und daß die Knospung erlischt, wenn die Keimzellen sich zu Eiern und Samenkörpern umwandeln und so ihrem eigentlichen Beruf zu dienen beginnen.

Das Ergebnis der Braemschen Untersuchungen erschien von so allgemeiner prinzipieller Bedeutung, besonders auch im Hinblick auf die früher (von Weismann u. a.) über den Ursprung der Knospung ausgesprochenen, von Braem selbst heftig bekämpften Vermutungen, daß eine Prüfung und Bestätigung der neuen, weit ausschauenden Angaben sehr erwünscht sein müßte. Sie wurde denn auch bald von Nekrassoff vorgenommen, aber leider nicht an denselben oder nächst verwandten, sondern an immerhin etwas ferner stehenden Medusen, nämlich an *Eleutheria*. Nekrassoffs Studien führten zu dem Ergebnis, daß bei dieser Meduse von einer Herkunft der Knospen aus Keimzellen oder keimzellenähnlichen Elementen gar nicht die Rede sein könne, ihre Bildung sich vielmehr auf die gewöhnliche Weise unter Beteiligung beider Keimblätter vollzöge.

An letzterer Tatsache wird nach der von Nekrassoff gegebenen eingehenden Darstellung kaum zu zweifeln sein, wie dies auch Braem (1912) anerkennt, aber man wird diesem Autor ohne weiteres darin recht geben müssen, daß er für eine wirkliche Widerlegung seiner Ergebnisse eine Nachuntersuchung an dem von ihm selbst bearbeiteten und nicht an andern Objekten verlangt, bei denen ganz andre Verhältnisse obwalten können. Obwohl nun auch Nekrassoff bei *Eleutheria* Bilder erhielt, welche mit den von Chun gegebenen eine große Ähnlichkeit zeigten und von ihm durch die Art der Schnittführung erklärt werden, kann nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Chun, Trinci und Braem kein Zweifel darüber obwalten, daß die Knospen der von ihnen untersuchten Margeliden wirklich nur vom äußeren Keimblatt geliefert werden. Es muß dies insofern noch besonders bemerkt werden, als hinsichtlich der Knospenbildung gerade bei den Hydrozoen immer wieder Zweifel und abweichende Angaben darüber auftauchen, ob die Knospen tatsächlich von beiden Keimblättern und in der angenommenen typischen Weise einer Faltung (Ausstülpung) dieser beiden Schichten geliefert werden.

Nach den neueren Untersuchungen von Hadzi, deren Richtigkeit freilich von Braem auf Grund seiner eigenen Erfahrungen und wieder-

holten Studien an denselben Objekten in Abrede gestellt wird, kommen die Knospen von *Hydra* nicht durch einfache Ausfaltung des äußeren und inneren Blattes, sondern durch starke Beteiligung der sogenannten subepithelialen Zellen zustande. Diese letzteren treten infolge reger Teilungen in eine gewisse Aktivität, welche sich durch ihren Übertritt sowohl in das äußere wie innere Blatt zu erkennen gibt. Da dies an den Bildungsstellen der Knospen geschieht, wird dort neues Material für sie geliefert. Demnach würden die Knospen weniger aus dem alten Zellenmaterial der beiden Keimblätter, sondern vielmehr aus neugebildetem, den subepithelialen Zellen entstammenden Material hervorgehen. Ob letzteres wirklich in diesem Umfang der Fall ist, muß wohl zunächst dahingestellt bleiben, aber bezüglich der starken Vermehrung der subepithelialen Zellen am Ort der Knospenbildung und ihrer Auswanderung zur Verstärkung des Keimblattmaterials vermag ich nach meinen eigenen Wahrnehmungen den Angaben von Hadzi nicht so skeptisch wie Braem gegenüber zu stehen, glaube mich vielmehr bei Gelegenheit von Untersuchungen, die hier im Institut ausgeführt wurden, mit völliger Sicherheit von dem wirklichen Stattfinden dieser Vorgänge überzeugt zu haben, wie gern ich auch Braems Meinung von der großen Schwierigkeit in der Beurteilung der betreffenden Bildungsvorgänge beipflichte.

Die Frage ist nicht ohne Bedeutung, da die subepithelialen Zellen für indifferente Elemente gelten und ihre starke Beteiligung an der Knospenbildung diese insofern in ein andres Licht rücken würde. Wenn auch nicht in dem neuerdings von Braem in so entschiedener Weise vertretenen Sinne würden es doch immerhin nicht differenzierte, von der Embryonalentwicklung her aufbewahrte Zellen sein, welche die Knospe zu liefern haben oder doch zum mindesten den Anstoß zu ihrer Bildung geben. Freilich würde dies nach Braems eigener für *Lizzia* gegebenen Darstellung dort in noch weit augenscheinlicherer Weise der Fall sein, aber dies Verhalten gilt eben für Margeliden und ist bisher bei andern sich durch Knospung vermehrenden Tieren nicht angetroffen worden.

Hinsichtlich der Beziehung von Knospenbildung und Keimzellen ist jedenfalls das mehrfach wiederkehrende Zusammentreffen in der Lage recht auffällig. Dies betrifft nicht nur die knospenden Medusen, sondern wie Braem angibt und wie ich aus eigner Erfahrung bestätigen kann, auch die Polypen. In bezug darauf teilt Braem mit, daß nach seiner Beobachtung an *Hydra* das zum Ovarium umgebildete Ectoderm des Muttertiers ohne Unterbrechung, nur unter allmählicher Ver-

jüngung der Eizellenregion, in das Ectoderm der Knospe überging und ganz Entsprechendes konnte ich ebenfalls feststellen.

Die letzteren Angaben dürften sich übrigens mit den von R. Hertwig (1906) gemachten Beobachtungen vereinigen lassen, wenn diese auch seinerseits anders aufgefaßt werden. Jedenfalls findet er selbst die Ähnlichkeit zwischen Eibildung und Knospenbildung überraschend. Beim Übergang der *Hydra* von der Knospung zur geschlechtlichen Fortpflanzung treten die Eier in einer Reihenfolge auf, welche sich zu der bei den Knospen zu beobachtenden mindestens in Beziehung setzen läßt und jedenfalls den Eindruck erweckt, als ob die Eier dort lägen, wo das Auftreten der Knospen zu erwarten gewesen wäre. Kehrte der Polyp aber zur Knospenbildung zurück, dann trat die neue Knospe an der Stelle auf, wo das nächste Ei gelegen hätte. »Knospen und Eier würden somit eine fortlaufende Reihe von Fortpflanzungskörpern darstellen, welche mit Knospen beginnt, zu Eiern übergeht und wieder zu Knospen zurückkehrt.« Trotzdem ist Hertwig nicht geneigt, die Knospen auf Eier zurückzuführen und den Vorgang vom phylogenetischen Standpunkt (unter Berücksichtigung einer etwaigen Umbildung von Gonophoren) aufzufassen, sondern er glaubt das Auftreten von Knospen und Eiern an entsprechenden Stellen als die Folge ähnlicher Ernährungsbedingungen ansehen zu sollen. Gewiß wird eine solche Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen sein, aber der Vergleich mit dem schon besprochenen und noch darzulegenden Verhalten der Medusen scheint doch auf tiefer liegende Beziehungen hinzuweisen.

Für die Medusen wurden solche nahe Lagebeziehungen schon vorher (bei den Margeliden) besprochen, doch sind jene Angaben nicht die einzigen darauf bezüglichen, wie aus A. Kühns Zusammenstellung (1913) zu entnehmen ist. Danach hatte die Gemeinsamkeit des Ortes, sowie das gleichzeitige Auftreten von Eiern und Knospen an demselben Individuum bereits Claparède (1860) zu der Meinung geführt, daß er es mit aus den Eiern hervorgehenden Medusensprößlingen zu tun hatte. Es handelte sich dabei wohl ebenfalls um eine zur Gattung *Lizzia* gehörige Meduse.

Auf andre Medusen beziehen sich die nach dieser Richtung besonders bemerkenswerten Angaben von A. G. Mayer (1900—1910). Abgesehen davon, daß er übereinstimmend mit Chuns Angaben an Margeliden die rein ectodermale Knospung feststellen und ähnliche Verhältnisse auch für *Bougainvillia niobe* (1904—1910) beobachten konnte, beschrieb er das höchst instruktive Verhalten von *Phialidium* (*Oceania*, *Epenthesis*) Mc Cradyi, bei welcher Meduse nach der schon früher

von W. K. Brooks gegebenen, von Chun allerdings abweichend aufgefaßten Darstellung aus den (freilich männlichen) Gonaden eine Art von Blastostylen hervorknospt (Fig. 4).

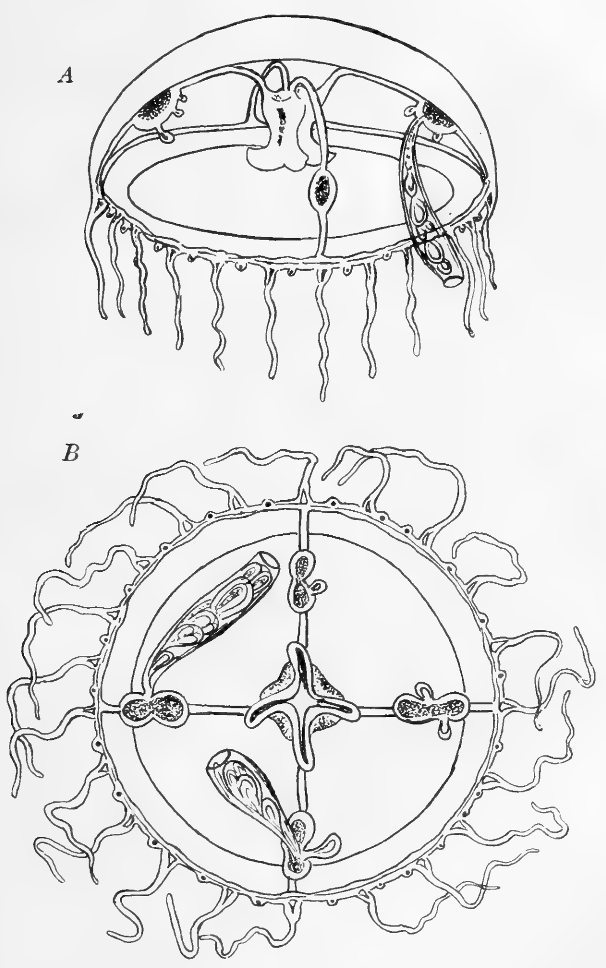


Fig. 4 *A* und *B*.
***Phialidium** (Ocania) Mc Cradyi*, von der Seite und von unten gesehen, mit Knospen und »Blastostylen« an den Gonaden (nach A. G. Mayer, 1900—1901).

Wenn dies richtig ist, würde es sich also um die Knospung eines polypenähnlichen Individuums an einer Meduse handeln, d. h. also um ein ganz ungewöhnliches Verhalten, weshalb es begreiflich ist, daß Chun daran zweifelte und den höchst eigenartigen Vorgang auf Parasitismus zurückführen wollte (1889, S. 228).

Nach unsrer heutigen Kenntnis der Dinge erscheint das Ganze nicht mehr so unmöglich. Die Schwierigkeit des Hervorknospens eines polypenähnlichen Zustandes aus einer Meduse bliebe allerdings bestehen, doch hat in dieser Beziehung Kühn darauf hingewiesen, daß es sich nicht eigentlich um einen Polypen handelt, sondern um einen Blastostyl, einen Teil des Gonosoms, der bei den Thecaphoren aufs engste mit der Gonophorenbildung verknüpft ist. Vielleicht läßt sich trotz der morphologischen Beschaffenheit der betreffenden Gebilde und ihrer entschiedenen Blastostylähnlichkeit die Vermutung nicht völlig von der Hand weisen, daß man es gar nicht mit wirklichen Blastostylen, sondern eher mit modifizierten Medusen zu tun hat, welche durch Knospung wieder neue Medusen an sich entstehen lassen. Jedenfalls scheint nach der von Brooks gegebenen Darstellung eine enge organische Verbindung zwischen Blastostylen und Meduse vorhanden zu sein, wie auch A. G. Mayer, der sie später wieder auffand und von neuem beschrieb (1900 und 1910) an der wirklichen Zugehörigkeit zur Meduse nicht im geringsten zweifelt.

Was die Beziehungen zu den Gonaden anbelangt, so würden sie sich vielleicht durch die früher besprochenen neueren Angaben erklären. Allerdings scheinen die Blastostylknospen nach der Schilderung der beiden genannten Autoren an den Gonaden durch Beteiligung beider Keimblätter in einer Weise zu entstehen, die ungefähr der sonst bekannten Medusenknospung entspricht. Daß die Knospen auch aus männlichen Gonaden hervorgehen, ließe sich durch das Vorkommen weiblicher Keimzellen in ihnen erklären, wie es auch bei andern Tieren gelegentlich beobachtet wird. Auffallenderweise ist übrigens von großen (anscheinend indifferenten) Zellen in den männlichen Gonaden die Rede, die aber nur dem Entoderm der Knospe den Ursprung geben sollen. Einstweilen läßt sich dazu wenig sagen; vielmehr wird man genaue Angaben über dieses jedenfalls sehr bemerkenswerte Verhalten abwarten müssen und zunächst, wie es hier geschieht, die enge Beziehung der Knospen zu den Gonaden feststellen können.

Die letztere gilt auch für die ebenfalls von G. A. Mayer beschriebene *Eucheilota paradoxica*, worauf ebenfalls bereits von Braem und Kühn hingewiesen wurde. Bei der genannten Meduse entstehen die Medusenknospen in der Mitte der Radiärkanäle (Fig. 5) von den Gonaden, wie A. G. Mayer sagt. Freilich haben die letzteren selbst hier nicht ihre Ursprungsstätte, sondern sind erst vom Manubrium, an welchem sie bei den jungen Medusen liegen, hierher verlegt worden. Ob dieses weniger ursprüngliche Verhalten für die Beurteilung der

Knospenbildung von Bedeutung ist, läßt sich einstweilen kaum beurteilen, jedenfalls gibt A. G. MAYER auch für diese Meduse an, daß Ectoderm und Entoderm der Mutter wie bei der gewöhnlichen Knospung an der Entstehung der Knospe beteiligt seien. Gewiß müssen in bezug hierauf, wie über diese Vorgänge überhaupt, noch genauere Angaben abgewartet werden. Daß es sich aber um ein wichtiges, ungemein aussichtsreiches Gebiet handelt, läßt sich ohnedies schon erkennen, nach welcher Richtung gewiß auch die Untersuchung andrer Medusen weitere Erfolge verspricht.

Es wäre überhaupt sehr wünschenswert, über die Entstehung der Knospen aus einigen wenigen, nur einem Keimblatt angehörigen Zellen, also vermutlich Keimzellen, noch Genaueres als bisher zu erfahren, abgesehen von der prinzipiellen Bedeutung auch schon deshalb, weil derartige Angaben immer wieder von neuem auftauchten. So hielt es WEISMANN auf Grund seiner Determinantenlehre für unwahrscheinlich, daß das »Knospungsplasma« auf beide Keimblätter verteilt sein solle; er nahm an, daß es nur in einem und zwar in demjenigen Keimblatt auftrete, welches die Keimzellen liefert. Bei den Hydroiden, welche dieser Betrachtung zugrunde gelegt wurden, ist dies das äußere Blatt, und in diesem würde eine die betreffenden Determinanten enthaltende Zelle durch Teilung jenen Zellkomplex liefern, von welchem die Knospe ihren Ursprung nimmt. Gewiß waren das rein theoretische, aber jedenfalls sehr beachtenswerte Erwägungen,

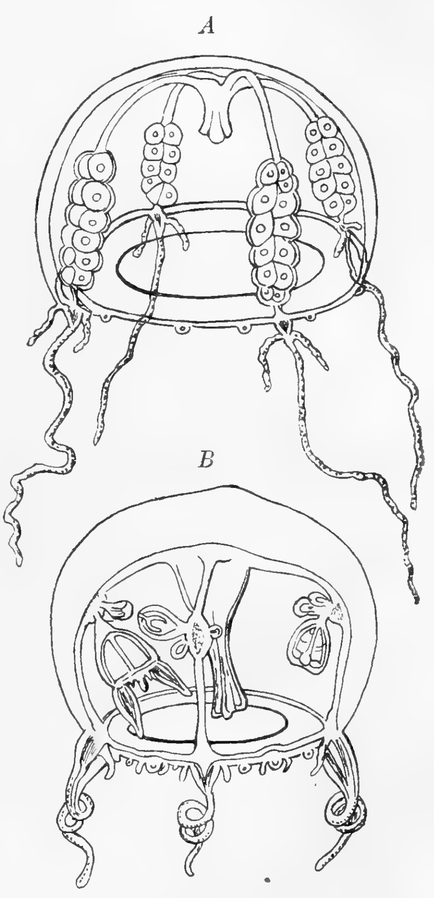


Fig. 5 *A* und *B*

A) *Eucheilotha duodecimalis*, reifes Weibchen mit Gonaden an den vier Radiärkanälen, B) *Eucheilotha paradoxica* mit jüngeren und älteren Medusenknospen an den Gonaden über den Radiärkanälen (nach A. G. MAYER).

die einer Prüfung an den betreffenden Objekten sicher bedurften. Wenn die Weismanns Anschauung anscheinend bestätigenden Untersuchungsergebnisse der genaueren Nachprüfung nicht standhielten, so ist damit noch nicht gesagt, daß sie nicht doch für andre Objekte, wenn auch nicht gerade in der speziellen, durch die Ausarbeitung seiner Theorie geforderten Weise Geltung haben können. Braems weiter oben besprochene Angaben über die Gonoblastie der Margeliden scheinen den Anfang hierzu zu bilden und daß die andern angeführten Medusen sich entsprechend verhalten, ist jedenfalls möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich.

Erwägungen ähnlicher Art wurden begreiflicherweise schon früher angestellt (man denke nur an die Medusenknospen, die aus Eiern hervorgehen sollten) und wiederholten sich begreiflicherweise auch später. Besonders naheliegend erschienen sie bei den im Innern des Körpers, durch einen schwer verständlichen Bildungsmodus entstehenden Fortpflanzungskörpern wie den Gemmulis und Statoblasten, welche durch die frühzeitige Isolierung vom Mutterkörper und ihre morphologische Beschaffenheit eine gewisse Eiähnlichkeit zeigen. Für den Statoblastenkeim war freilich die wiederholt versuchte und mit Bestimmtheit angegebene Zurückführung auf eine Zelle nicht zu halten. Sie erschien, ähnlich jener Entstehung der Knospen bei den Medusen, deshalb besonders verführerisch, weil der Funiculus, von dem die Statoblasten ihren Ausgang nehmen, (zwar nicht die weiblichen, wohl aber) die männlichen Geschlechtsprodukte liefert und somit also auch hier eine Beziehung zwischen »inneren Knospen« und Keimzellen vorhanden zu sein schien. Schon nach Braems neuerdings durch v. Buddenbrock in sehr entschiedener Weise bestätigten Angaben bewahrheitete sich jene Annahme, leider, möchte man sagen, nicht, sondern danach entstehen die Statoblasten aus Zellengruppen des Funiculus, deren Zurückführung auf eine etwa besonders ausgezeichnete Zelle nicht in Frage kommt.

Wenn bei den Statoblasten der Bryozoen die Herleitung von Keimzellen trotz aller darauf gerichteten Bemühungen nicht gelang, so war dies bei so ungünstigen Objekten wie den Gemmulis der Spongien noch weniger zu erwarten. Die Gemmulae lassen sich nur bis zu einer verhältnismäßig umfangreichen Zellengruppe zurückverfolgen, deren ziemlich einheitliche Zusammensetzung aus Archaeocyten (Evans, K. Müller) von andrer Seite (Wierzejski 1915) sogar in Abrede gestellt wird. Somit kommt man wohl für die Statoblasten der Bryozoen wie für die Gemmulae und Sorite der Spongien vorläufig immer wieder zu der älteren Auffassung einer ungeschlechtlichen Fortpflan-

zung (durch sogenannte innere Knospung) zurück, als welche wir sie in unserm Lehrbuch ebenso wie Deegener (1915) behandeln mußten.

Bei Betrachtung des Zustandekommens der zuletzt besprochenen Fortpflanzungskörper drängt sich unwillkürlich der Vergleich mit den bei den Trematoden obwaltenden Verhältnissen auf, wenn man diese auch heute von einem andern Gesichtspunkte aus beurteilen muß. Bis in die neueste Zeit war man ja zweifelhaft, ob die gewöhnlich als Keimballen bezeichneten Zellengruppen, welche in den Sporocysten oder Redien die Redien und Cercarien aus sich hervorgehen lassen, als ungeschlechtliche oder geschlechtliche Fortpflanzungskörper aufzufassen seien. Infolge der Untersuchungen von Reuss, Tennent und Ssinitzin hat man sich dafür entschieden, die Ausgangszellen der Keimballen als parthenogenetische Eier der stark reduzierten, zu bloßen Keimschläuchen (Sporocysten, Redien) gewordenen Weibchen anzusehen. Das ist gewiß als die bei weitem wahrscheinlichste Auffassung zu betrachten, wenn auch die mit Recht aus den Reifungserscheinungen der vermutlichen Keimzellen abgeleiteten Beweise vorläufig nicht gerade erdrückend sind.

Angenommen, man hätte es in den Keimzellen der Trematodenkeimschläuche mit parthenogenetischen Eiern zu tun, was auch schon vor jenem Nachweis zum Teil derartig aufgefaßt wurde (Korschelt-Heider, Entwicklungsgeschichte, Spez. Teil, S. 119, 1890), so bleibt doch die kaum minder bemerkenswerte Tatsache einer ganz ungemein weitgehenden Modifikation dieser Fortpflanzungsverhältnisse bestehen. Unter dem Einfluß der andersartigen biologischen Verhältnisse erfuhr die ganze Organisation eine weitgehende Abänderung und von dem gesamten, gerade bei den Trematoden äußerst umfangreichen, komplizierten Genitalapparat blieb nicht das geringste, überhaupt noch Erkennbare übrig. Der männliche Apparat ging sogar völlig verloren, die Keimzellen mit einbegriffen, wenn man in Übereinstimmung mit dem sonstigen Verhalten der Trematoden die Zwittrigkeit als Ausgangspunkt für die in ihrer Organisation abgeänderten Tiere annimmt. Aber auch vom weiblichen Apparat sind als solche erkennbare Teile nicht mehr festzustellen, nicht einmal die Keimstöcke (Ovarien) lassen sich als fest umschriebene Organe auffinden, sondern » die Geschlechtszellen bilden neben den andern, somatischen Zellen einen Bestandteil der Körperwand der Sporocysten oder Redien und es hält manchmal schwer, sie von jenen zu unterscheiden« (Ssinitzin, S. 667). Dieses Verhalten ist insofern von besonderem Interesse, weil es zeigt, wie irgendwelche äußere oder innere Geschlechtsausprägung völlig zurücktreten und die eigentliche Fortpflanzung davon ganz unabhängig werden kann.

Wenn eine Sexualität vorher vorhanden war, so ist sie gänzlich verloren gegangen, ohne daß die Fähigkeit zur Fortpflanzung darunter gelitten hätte.

Die angegebene Art des Auftretens der Keimzellen ist bei den Trematoden die verbreitetste, wenn auch neben der diffusen Form von Ovarien und zwar bei denselben Individuen gedrängtere Ansammlungen von Geschlechtszellen an verschiedenen Stellen der Wand vorkommen, die dann als eine lokalisierte Form der Eibildung und als fester umschriebene Ovarien aufgefaßt werden können, wie dies von seiten Ssinitzins unter Kennzeichnung der betreffenden Distomeen geschieht.

Hier wurden die Trematoden deshalb herangezogen, um zu zeigen, in welchem weitgehenden Maße die geschlechtliche Fortpflanzung im allgemeinen wie auch hinsichtlich der Entstehung der Keimzellen und ihres Verhaltens zu den Körperzellen modifiziert werden kann. Infolgedessen war man lange Zeit hindurch zweifelhaft, ob es sich wirklich um eine abgeänderte Form der geschlechtlichen Fortpflanzung und nicht vielmehr um eine besondere Art der Monogonie, vergleichbar derjenigen der Bryozoen oder Schwämme bei der Bildung ihrer inneren, auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten Fortpflanzungskörper handelte. Die letztere Annahme war sogar früher die herrschende und ließ den Generationswechsel der Trematoden als Metagenesis und nicht, wie er jetzt aufgefaßt wird, als Heterogonie ansehen.

7. Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung, Generationswechsel.

Die zuletzt angestellten Betrachtungen ließen bereits erkennen, einen wie weitgehenden Einfluß die Lebensverhältnisse der Tiere auf die Art ihrer Fortpflanzung ausüben können. Dort war es die schmarotzende Lebensweise, welche mit den starken Veränderungen in der Organisation auch diejenigen in der Art der Fortpflanzung mit sich brachte. Die Parasiten sind zur Erläuterung derartiger Erscheinungen überhaupt sehr geeignet. Es braucht nur an die Nematoden, besonders aber an die Cestoden mit ihrer ungeheuren Vergrößerung des Geschlechtsapparates bei den ausgebildeten Tieren und an die Knospungsvorgänge ihrer Zwischenstadien erinnert zu werden. Dies sind besonders lehrreiche Beispiele, bei denen der Einfluß der Lebensweise stark in die Augen fällt. Zumal ist dies dann der Fall, wenn die Fähigkeit zur (geschlechtlichen oder ungeschlechtlichen) Fortpflanzung auf frühere Entwicklungsstufen verlegt wird, was sowohl bei der Metagenesis wie bei der Heterogonie der Fall sein kann und durch die genannten wie durch andre

Beispiele erläutert wird (Cestoden, Trematoden, Hydroiden, Tunicaten, Aphiden u. a.). Bei den betreffenden Tieren ist es dann nicht allein die parasitische, sondern sind es alle möglichen andern Formen der Lebensweise, welche einen mehr oder weniger weitgehenden Einfluß auf die Art ihrer Fortpflanzung ausüben.

Wie es für manche Tiere geboten erscheint, zur Zweigeschlechtlichkeit überzugehen, ist es offenbar für andre irgendwie günstig, auf kürzere oder längere Zeit die geschlechtliche Fortpflanzung zurücktreten zu lassen und in einzelnen Fällen sogar auf lange Zeiträume hinaus, durch viele Generationen anscheinend völlig zu unterdrücken. Geeignete Beispiele dafür bieten die Anneliden, von deren darauf bezüglichem Verhalten schon vorher (S. 369ff.) in etwas andrer Verbindung die Rede war.

Während die meisten Oligochäten sich regelmäßig auf geschlechtlichem Wege fortpflanzen, zeigen manche limicole Oligochäten die Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung in größerem oder geringerem Grade, zuweilen wie bei *Lumbriculus* und andern Limicolen sogar in so weitgehendem Maße, daß Individuen mit geschlechtlicher Fortpflanzung nur zeitweise auftreten. Infolgedessen sind sie schwer aufzufinden und wurden lange Zeit ganz vermißt. Während dieser Zeiträume vermehren sich die Würmer reichlich auf ungeschlechtlichem Wege, bis dann und zwar jedenfalls unter dem Einfluß bestimmter Lebensverhältnisse eine Geschlechtsgeneration auftritt. Letzteres gilt auch für die Polychäten, bei denen die Geschlechtstiere sogar durch besondere morphologische Eigentümlichkeiten ausgezeichnet zu sein pflegen. Dadurch treten die Beziehungen zu den verschiedenen Lebensverhältnissen besonders deutlich hervor, indem z. B. die Geschlechtsindividuen pelagisch leben und dementsprechend mit Schwimmvorrichtungen versehen sind, während die sich durch Teilung vermehrenden Tiere am Boden kriechen oder in Gängen leben und infolgedessen hinsichtlich ihrer Locomotion und Bewegungsorgane ganz andre Bedürfnisse haben.

Die Zahl der aufeinander folgenden geschlechtslosen Generationen ist auch bei den meeresbewohnenden Anneliden eine recht verschiedene; bei einigen ist sie nur gering, bei andern anscheinend recht bedeutend. So wurden, wie schon vorher (S. 373) erwähnt, bei *Ctenodrilus serratus* und *monostylus* während einer langen Beobachtungsdauer Würmer mit Geschlechtsorganen niemals angetroffen, jedoch fand während dieser Zeit eine ungemein rege Vermehrung der Würmer durch Teilung statt. Spätere Beobachter stellten dann das Auftreten von Geschlechtstieren für *Ctenodrilus serratus* (Monticelli 1893—1907, *Ct. pardalis* bei Kennel) fest und solche fanden sich auch bei dem

unlängst von Monticelli beschriebenen *Raphidrilus nemasoma*, der von Sokolow für übereinstimmend mit seiner *Zeppelinia branchiata* angesehen wird. Jedenfalls treten auch bei dem letztgenannten Anneliden Geschlechtstiere auf und das erscheint für die hier behandelte Frage insofern von besonderem Interesse, als Sokolow eine atoke Form unterscheidet, die sich später durch gewisse Veränderungen in der Organisation und Entwicklung von Geschlechtsorganen zur epitoken Form umwandelt. Das gleiche nimmt er für *Ct. serratus* an.

Wie sich nun bei *Ct. serratus* und *branchiatus* Geschlechtstiere fanden, werden sie gewiß auch bei den andern Arten (*Ct. monostylos* und *parvulus*) nicht fehlen und unter andern Verhältnissen aufzufinden sein. Immerhin ist es sehr bemerkenswert, daß diese Würmer sich auf lange Zeit und durch recht zahlreiche Generationen ausschließlich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen.

Das gilt in ganz ähnlicher Weise für *Protohydra*, jenen schon vor langen Jahren von Greeff (1870) aufgefundenen Hydroidpolypen, von dem bis jetzt nur die auf ungemein einfache Weise, durch bloße Querteilung des schlauchförmigen Körpers sich vollziehende ungeschlechtliche Fortpflanzung bekannt ist (Aders 1903, Kühn 1913). Ob und in welcher Weise *Protohydra* sich geschlechtlich fortpflanzt, ist bisher dunkel geblieben. Nach dem Verhalten der übrigen Metazoen wird man nun zwar kaum annehmen wollen, daß bei diesem im übrigen anscheinend höchst primitiven Tier die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung gänzlich fehle, aber es ist immerhin auffällig, daß es bis jetzt nur in Teilung gefunden wurde, woraus jedenfalls zu schließen ist, daß es sich durch lange Zeiträume nur auf diesem Wege, und zwar offenbar recht lebhaft vermehrt, da es in erheblichen Mengen auftrat[1].

Derartig einfach organisierte und anscheinend recht primitive Tierformen wie *Protohydra* erscheinen für die hier behandelten Fragen

[1] Diese Angaben kann ich außer nach Greeffs eigenen Mitteilungen auf Grund des nicht lange vor seinem Tod (1892) von Ostende hierher geschickten und im konservierten Zustand aufbewahrten Materials machen, worin sich die *Protohydra* in Menge vorfand. Davon war noch ein Teil an Prof. Chun abgegeben worden, der keine Schwierigkeiten hatte, die Teilungsstadien aufzufinden, wie diese auch von Aders aus demselben Material beschrieben wurden. Leider blieben meine eigenen, allerdings erst 9 Jahre später aufgenommenen Bemühungen, das merkwürdige Tier an Ort und Stelle aufzusuchen, trotz der Begleitung des betr. Fischers, gänzlich ohne Erfolg und zwar anscheinend deshalb, weil der Austernpark, in welchem die *Protohydra* vorwiegend gefunden sein sollte und der angeblich an der Stelle lag, wo sich jetzt der königliche Palast erhebt, durch dessen Errichtung eingegangen war. In den Teichen andrer Austernparks, in denen sich *Protohydra* ebenfalls gefunden haben sollte, suchte ich lange vergeblich danach.

deshalb von besonderem Interesse, weil man geneigt ist, ihnen auch hinsichtlich ihrer Fortpflanzung ein besonders ursprüngliches Verhalten zuzuschreiben. Tiere wie *Protohydra* sind wir genötigt, in Ermangelung wirklicher Übergangsformen zwischen Ein- und Vielzelligen ungefähr an die Wurzel des Metazoenreiches zu stellen. Sehen wir nun dieses Tier sich auf höchst primitive Weise durch Querteilung vermehren, so liegt der Schluß in der Tat sehr nahe, daß es sich hierbei um ein ursprüngliches Verhalten handeln möchte. Doch fragt es sich weiter, wie dieses zustande gekommen ist.

Nimmt man an, daß die geschlechtliche Fortpflanzung von den Protozoen auf die Metazoen übertragen wurde, was nach der weitgehenden Übereinstimmung der damit verbundenen Vorgänge (Reduktion, Reifung, Richtungskörperbildung, Befruchtung, Kernverschmelzung, Spindelbildung) wohl kaum einem Zweifel unterliegen kann, so fragt es sich, wie sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung dazu verhält, bzw. wie sich ihr Vorhandensein erklären läßt. Daß sie, insoweit sie aus einer Sonderung von Zellenkomplexen besteht, nicht von den Protozoen her übernommen worden sein kann, wurde bereits weiter oben (S. 386) auseinandergesetzt. Also muß sie von neuem entstanden sein und zwar aus dem Bedürfnis hervorgehend, neben der vorhandenen Form der (geschlechtlichen) Fortpflanzung eine andre weniger spezialisierte und vielleicht rascher zu bewerkstelligende Art der Vermehrung einzuschieben, welche unter besonderen Lebensverhältnissen die Erzielung einer größeren Zahl von Individuen möglicherweise sicherer als die andre gewährleistet. Vielleicht wird die Weiterführung solcher Versuche, wie sie seinerzeit von M. Nussbaum und in neuerer Zeit besonders von R. Hertwig und seinen Schülern (Krapfenbauer, Frischholz und Koch 1911) mit *Hydra* angestellt wurden, auch über die hier behandelte Frage der Ursachen des Auftretens von Monogonie bzw. ihres Abwechselns mit der Amphigonie Aufschlüsse geben. Diese Versuche zeigten jedenfalls, daß die Knospung der *Hydra* und ihre Geschlechtsentwicklung in einer gewissen Abhängigkeit von den äußeren Lebensverhältnissen (Temperatur und Ernährung) stehen und daß sie durch deren Änderung beeinflußt werden können.

Daß ein Bedürfnis nach der Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege sich bei den Metazoen bereits sehr früh geltend machte, zeigt das Auftreten der Monogonie bei der *Protohydra* wie bei andern Cölenteraten (*Hydra*, Hydroidpolypen, Medusen, Scyphopolypen, Anthozoen), Cölenteratenlarven, *Trichoplax* und andern »Mesozoen«, deren Ursprünglichkeit freilich nicht über jeden Zweifel erhaben ist. Inwieweit dann

die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung von den niedersten Metazoen auf höherstehende übertragen oder von diesen neu erworben wurde, dürfte bei der Unsicherheit der phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Abteilungen des Tierreichs schwer zu entscheiden sein. Bemerkenswert aber ist, daß eine ganze Anzahl von ihnen bis hinauf zu den Tunicaten die Fähigkeit zur Monogonie besitzt. Begreiflicherweise stellt sich diese jedoch entsprechend den höchst abweichenden Organisationsverhältnissen in sehr verschiedener Weise dar. Das Bemühen, die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung aufeinander zurückzuführen, unterliegt derselben Schwierigkeit, d. h. der mangelnden Verbindung zwischen den einzelnen Gruppen.

Allerdings kommt noch eine andre Schwierigkeit hinzu, nämlich die, daß ganz verschiedene Arten der Monogonie bei ein und derselben Tierart auftreten, wie z. B. Teilung und Knospung bei *Hydra* und andern Cölenteraten. Diese Vorgänge sind so verschiedenartig, daß sie sich keinesfalls ohne weiteres aufeinander zurückführen lassen. Aber ein derartiges Verhalten zeigt gerade, wie die Möglichkeit besteht, neben der geschlechtlichen Fortpflanzung die Vermehrung auf verschiedene andre Weise zu bewerkstelligen, im vorliegenden Falle nicht nur durch Knospung, sondern auch durch Quer- und Längsteilung. Das eine bleibt aber immer bestehen und auch die wenigen scheinbaren Ausnahmen können daran nichts ändern, daß nämlich stets bei den Metazoen nach einer Anzahl ungeschlechtlichen Generationen wieder eine Geschlechtsgeneration erscheint. Die Zahl der aufeinander folgenden ungeschlechtlichen Generationen kann unter Umständen eine recht große sein und eine beträchtliche Zeitdauer in Anspruch nehmen, so daß die Monogonie dadurch sehr an Bedeutung zu gewinnen scheint. Es ist anzunehmen, daß die früher (S. 377) besprochenen Verjüngungsprozesse bei manchen Tierarten eine wichtige Rolle spielen und ihnen diese lange Fortsetzung der Teilung oder Knospung durch so zahlreiche Generationen gestatten. Doch tritt nach unserer allgemeinen Erfahrung doch schließlich wieder eine Geschlechtsgeneration auf.

Aus dieser geradezu gesetzmäßigen Generationsfolge ergibt sich die äußerst wichtige Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung, d. h. ihres wesentlichen Teils, der Befruchtung. Diese spezialisierte, subtilste Form der Fortpflanzung, bei der es sich in der Hauptsache um eine Mischung der Eigenschaften der beiden Elterntiere handelt, ist für die dauernde Erhaltung der Species offenbar nicht zu entbehren. Die dabei eintretenden »Verjüngungsprozesse«, um uns dieses älteren, durch frühere Anschauungen gerechtfertigten Ausdrucks zu bedienen,

müssen jedenfalls noch weit intensivere und wirksamere sein, als dies bei der Monogonie der Fall ist. Welcher Art im übrigen die Vorteile sein mögen, die der Species aus der geschlechtlichen Fortpflanzung erwachsen, soll hier nicht untersucht werden, da diese Frage eine zu umfangreiche Behandlung erfordern und auf das Gebiet der ohnedies in ausgiebigster Weise bearbeiteten Vererbungslehre hinüberführen würde.

8. Wiederauftreten der Keimzellen.

Eine bemerkenswerte Erscheinung ist das Wiederauftreten der Keimzellen bei den Geschlechtstieren, nachdem eine größere oder geringere Anzahl von ungeschlechtlichen Generationen aufeinander folgte, bei denen Geschlechtszellen anscheinend nicht vorhanden und jedenfalls nicht nachzuweisen waren. Nach WEISMANNS Keimplasmatheorie würde man zur Erklärung dieses Verhaltens einfach anzunehmen haben, daß das Keimplasma sozusagen latent in gewissen Zellen der Individuen aller der aufeinander folgenden ungeschlechtlichen Generationen vorhanden ist, um erst später zur Ausbildung wirklicher Keimzellen und damit zum Auftreten der Geschlechtsgeneration Veranlassung zu geben. Wo dieses Keimplasma freilich aufbewahrt wird, ob es besonderen Zellen zugeteilt ist und in regelmäßiger Folge weitergegeben wird oder in gleichmäßiger Verteilung im ganzen Körper vorhanden ist, läßt sich bei diesem geheimnisvollen Stoff schwer entscheiden. Beinahe möchte man letzteres annehmen, obwohl damit freilich eine für das schließlich zu erzielende, unter Umständen weit hinausliegende Endergebnis viel zu stark erscheinende Belastung der gesamten Körperzellen und Gewebe verbunden wäre.

Daß die Fähigkeit zur Hervorbringung der Geschlechtszellen auch in Körperteilen vorhanden ist, denen sie eigentlich nicht zukommt, konnte auf experimentellem Wege festgestellt werden. Wenn die an vielen Tieren vorgenommenen Kastrationsversuche in entschiedenster Weise gegen eine solche Möglichkeit zu sprechen schienen, so war dies gewiß darauf zurückzuführen, daß die Organisationsverhältnisse, die Höhe der Differenzierung der Versuchstiere oder der betreffenden Körperteile die Neubildung der entfernten Partien oder das Auftreten der Keimzellen an andern Stellen des Körpers nicht gestatteten. Die schon vorher (S. 374) erwähnten, an Oligochäten ausgeführten Versuche zeigen, daß nach Entfernen der den gesamten Genitalapparat enthaltenden Körperregion diese mit allen Geschlechtsteilen samt Ovarien und Hoden neu gebildet werden kann. Und zwar geschieht dies,

entsprechend der Anordnung des Versuchs, von Körperteilen aus, die nichts mehr vom Genitalapparat enthalten, also muß in ihnen irgendwie die Potenz zur Neubildung von Keimzellen niedergelegt sein. Dabei bleibt es unbenommen, an eine besondere Substanz zu denken, nur daß diese eben nicht nachweisbar ist.

Ganz ähnlich wie bei der künstlichen Teilung liegen die betreffenden Verhältnisse bei der auf natürlichem Wege erfolgenden Teilung der Anneliden. Bei ihnen ist ebenfalls durch Generationen hindurch von Keimzellen nichts zu bemerken, auch erfolgt die Teilung (z. B. bei *Lumbriculus* und *Ctenodrilus*) in Körpergegenden, wo Geschlechtszellen normalerweise nicht vorhanden sind. Trotzdem treten sie bei den auf ungeschlechtlichem Wege erzeugten Nachkommen später wieder auf und es ist anzunehmen, daß sich dies, mehr als wir bis jetzt wissen, auch bei andern Tieren so verhält.

Von einer Anzahl Tierformen wissen wir oder dürfen es wenigstens für sicher halten, daß Keimzellen in nachweisbarer Form in den Individuen der ungeschlechtlichen Generation nicht vorhanden sind. Dafür spricht sowohl die Organisation der betreffenden Tiere wie der Verlauf ihrer Teilung und Knospung. Zumal bei den durch Knospung entstandenen jungen Individuen wie bei den Knospen selbst ist die histologische Beschaffenheit so klar und eindeutig, daß Keimzellen, wenn sie auch nur einigermaßen von den übrigen Zellen unterscheidbar wären, kaum übersehen werden könnten. Dies gilt im allgemeinen für die Scyphozoen, wie für die Hydrozoen, Bryozoen und andre knospende Tiere. Für sie läßt sich also kaum eine andre Annahme machen, als daß die Keimzellen erst in den später erscheinenden (Geschlechts-) Tieren von neuem auftreten. Darin dürfte auch insofern keine Schwierigkeit liegen, als trotz der ungemein frühen Differenzierung der Keimzellen bei manchen Tieren, ihr Hervortreten bei andern erst auf recht späten Entwicklungsstufen erfolgt, so daß sie auch bei den dauernd auf geschlechtlichem Wege sich fortpflanzenden Tieren anscheinend sehr lange in gänzlicher Verborgenheit existieren können. Da sie infolgedessen von den somatischen Zellen überhaupt nicht zu unterscheiden sind, ließ man sie und läßt sie zum Teil noch heute, bei jenen Tieren aus den Zellen der betreffenden Körperschichten hervorgehen, die bekanntermaßen je nach der Stammeszugehörigkeit der in Frage kommenden Tiere jedem der drei Keimblätter zugehören und sowohl von epithelialer wie nichtepithelialer Beschaffenheit sein können. Ähnliches würde jedenfalls im allgemeinen auch für die Geschlechtsindividuen der mit Generationswechsel ausgestatteten Tierarten gelten.

Erörterungen über die Herkunft der Keimzellen bei Generationswechsel sind einmal wegen deren doch jedenfalls irgendwie anzunehmenden Kontinuität, sowie auch deshalb nicht überflüssig, weil die Verhältnisse unter Umständen auch anders liegen können als vorher besprochen wurde, d. h. eine Übernahme der Keimzellen seitens der durch Monogonie entstehenden Individuen vom Muttertier stattfinden kann. Unter der Annahme, daß das Stammtier im Besitz von ausgebildeten Keimzellen ist, können diese bei weiterer Verbreitung im Körper sowohl durch den Teilungsakt, wie auch durch Knospung (Anneliden, Hydroiden, Anthozoen) vom Stammtier auf die nachfolgenden Generationen übergehen. Bei solchen Tieren allerdings, bei denen die Keimdrüsen auf eine bestimmte Körperregion beschränkt sind (Turbellarien, Oligochäten), wird der Teilungsakt die Keimzellen auf die beiden neu entstehenden und später zu bildenden Individuen nicht übertragen können.

Zuweilen handelt es sich jedoch um Verhältnisse ganz besonderer Art. Wenn man von denjenigen der Schwämme absieht, bei welchen die Keimzellen unregelmäßig im Körper verteilt sein und daher gewiß auch auf die Knospen übertragen werden können, liegt ein damit vergleichbares Verhalten auch bei den Hydroidpolypen vor und hängt ebenfalls mit der ziemlich diffusen Verbreitung der Keimzellen im Körper, sowie mit ihrer aktiven Beweglichkeit zusammen. Bekanntermaßen können bei ihnen die Keimzellen im Stamm und in dessen Zweigen auftreten, um von da aus in die Gonanthen einzuwandern. In diesem Fall würde also das Stammtier die Keimzellen hervorgebracht und das von ihm aus durch Knospung entstandene Individuum sie nur übernommen haben.

Derartiges kommt aber nicht nur bei den primitiven Tierformen, sondern auch bei höherstehenden Tieren wie bei den Bryozoen und sogar bei den Tunicaten vor. So können die Eier in einem Zweig des Bryozoenstockes bereits vorhanden sein, ehe noch das »Gonozoid«, welches sie aufnehmen und zur Reife bringen soll, entwickelt ist. Ist letzteres geschehen, so treten die Geschlechtszellen hinein und erst dadurch erhält das betreffende Individuum des Stockes seinen Charakter als Geschlechtstier (Oöcium, Ovicelle). Damit vergleichbar, wenn auch freilich in ganz andrer Weise verlaufend, ist der Übergang der Keimzellen und Keimorgane vom Stammtier auf die durch Knospung von ihm aus entstehenden Individuen bei den Ascidien und Salpen.

In allen diesen Fällen sind also die Grenzen zwischen den ungeschlechtlichen Generationen und der Geschlechtsgeneration ver-

wischt. Insofern die Generation, welche die Knospen hervorbringt, auch die Keimzellen in sich erzeugt, welche dann von den auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuen übernommen werden, ist man zweifelhaft geworden, ob hier wirklich ein Generationswechsel vorliege. Die Gonozoide sind nur scheinbar solche und bringen die Keimzellen nur zu weiterer Ausbildung oder Entwicklung, haben also mehr die Bedeutung von Pflegetieren, während das durch Knospung sich vermehrende Individuum die Keimzellen an sie abgibt und somit als das eigentliche Geschlechtstier erscheint. Die auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuen wären dann in Wirklichkeit steril; ein Generationswechsel ist zwar vorhanden, aber in umgekehrter Anordnung bzw. Bedeutung der Generationen als sonst angenommen wird. So erscheint das Bild des Generationswechsels auf diese oder andre Weise in einzelnen Zügen beeinflußt und abgeändert.

Dies gilt auch für das wieder andersartige Verhalten, bei welchem das durch Monogonie sich fortpflanzende Stammtier nachträglich zur Amphigonie übergeht, wie es bei einzelnen Anneliden beobachtet wurde (*Autolytus*, *Proceraea*). Hierbei ist gewiß mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, daß die Anlage zur Ausbildung der Keimdrüsen schon früher vorhanden war und die Keimzellen, wenn auch nicht in ausgebildeter Form, vom Stammtier auf die ungeschlechtlich erzeugten Abkömmlinge übertragen wurden. Auf die hinsichtlich der Körperregionen bei der Ausbildung der monogonetisch erzeugten Individuen und der Verwendung der Keimzellen bestehenden etwaigen Schwierigkeiten, die schon vorher (S. 403) besprochen wurden, braucht nicht wieder eingegangen zu werden. Man gelangt damit bei Tierformen, denen gewöhnlich ohne Bedenken ein echter allen Anforderungen entsprechender Generationswechsel zugeschrieben wird, zu ganz ähnlichen Schlüssen, wie sie vorher bei den Tieren mit einer gelegentlich auftretenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung gezogen wurden.

Wenn es infolge der Erzeugung von Keimzellen in den sich anscheinend auf ungeschlechtlichem Wege vermehrenden Stammtieren mit dem Generationswechsel der dabei in Frage kommenden Tiere etwas bedenklich steht und weiter reichende Schlüsse in dieser Beziehung fast geboten erscheinen, wird man doch anderseits zu berücksichtigen haben, daß bei anderen, jenen nahestehenden Tieren die eigentliche Erzeugung der Geschlechtsprodukte wirklich in den auf ungeschlechtlichem Wege entstandenen Individuen vor sich geht und auch bei jenen die Übertragung der Keimzellen auf sehr früher Entwicklungsstufe zu erfolgen pflegt. Insofern wird man auch bei ihnen

noch aus Analogie von Geschlechtstieren sprechen dürfen und der Begriff der Metagenesis kann schließlich auch für sie dem bisherigen Gebrauch entsprechend aufrecht erhalten werden.

9. Teilung und Knospung in ihren Beziehungen zueinander.

Das Wiederauftreten der Keimzellen nach Monogonie und ihre Übertragung vom Stammtier auf die durch Teilung oder Knospung entstehenden Individuen lenkte die Aufmerksamkeit wiederholt auf diese beiden Formen der Monogonie. Dadurch drängt sich von neuem die Frage auf, ob zwischen den beiden anscheinend so verschiedenen Arten der Fortpflanzung Beziehungen vorhanden und welcher Natur diese sind. Zwar wurde dieser Punkt bereits im allgemeinen Teil unsres Lehrbuchs bei Besprechung der einzelnen Abteilungen sowohl, wie zusammenfassend vom allgemeinen Standpunkt behandelt (S. 870 ff.) und dem wäre kaum etwas hinzuzufügen, wenn nicht seitdem mehrfach von andrer Seite und zum Teil nicht ganz in Übereinstimmung mit jener Darstellung die Frage von neuem diskutiert worden wäre.

Unter andern bewegten sich die Erörterungen auch in der Richtung, welcher Zusammenhang zwischen den beiden Hauptformen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, Teilung und Knospung, bestände und ob sie sich aufeinander zurückführen ließen. Diese Frage mußte sich ungefähr allen Autoren aufdrängen, die sich mit den verschiedenen Formen der Monogonie beschäftigten und fand je nach deren Standpunkt eine recht verschiedenartige Beantwortung. Wenn auch schon bald ein Unterschied darin gefunden wurde, daß bei der Teilung die Individualität des Muttertiers aufgehoben wird, indem infolge eines gleichmäßigen Wachstums zwei ungefähr gleichwertige Teilstücke gebildet werden, während bei der Knospung durch ein ungleichmäßiges Wachstum des Muttertiers ein hinter diesem an Umfang weit zurückstehender Sprößling gebildet und bei einer Ablösung infolgedessen die Individualität des Muttertiers nicht zerstört wird.

Diese ungefähr so schon von Haeckel in der Generellen Morphologie vertretene Auffassung sehen wir später, z. B. bei F. v. Wagner, O. Seeliger, Weismann und andern wiederkehren. Freilich trifft diese Kennzeichnung nur die typischen Fälle beider Formen der Monogonie. Für andre, z. B. für die rasch aufeinander folgenden Teilungen der Syllideen oder der Individuen am Salpenstolo ist sie nicht zutreffend, vielmehr mußten diese nach jener Definition der Knospung zugerechnet werden, wie dies auch vielfach geschah. So kam es, daß gewisse monogonetische Vorgänge ohne genügende Berücksichtigung ihrer (phylo-

genetischen) Herkunft mit andern von verschiedenartiger Entstehung verglichen und der Knospung zugezählt wurden, wo es sich doch dem ganzen Ursprung nach um Teilungsvorgänge handelt. Etwaige Beziehungen zwischen Teilung und Knospung, auf die man hieraus schließen zu dürfen glaubte, wurden also nur unberechtigter Weise angenommen, aber immerhin zeigen diese Vorkommnisse, daß es zuweilen nicht ganz leicht ist, die beiden Arten der Monogonie auseinander zu halten.

Abgesehen davon liegt es aber jedenfalls sehr nahe, beim Vorkommen zweier der Amphigonie anscheinend so scharf gegenüberstehenden (monogonetischen) Fortpflanzungsarten diese miteinander in Beziehung zu bringen, wie es mit Vorliebe von seiten der früheren Autoren geschah. Daß ein Teilungsvorgang, zumal eine Längsteilung, wie wir sie von verschiedenen Cölenteraten kennen, durch Abnahme des Umfangs eines der beiden Teilstücke allmählich in eine Art Knospung übergeführt werden kann, wird sich kaum in Abrede stellen lassen. Dafür geben gerade die vorhin erwähnten Beispiele der Anneliden und Tunicaten die nötigen Anhaltspunkte. Dies gilt ebenfalls nach der Richtung, daß mit der Volumenverkleinerung auch der Ausbildungszustand des Teilstücks zurückbleibt und demnach verhältnismäßig recht kleine Körperteile von sehr geringer Differenzierung, den Anlagen der Knospen nicht unähnlich, den Ausgangspunkt für die Teilung bilden. Insofern wird man jenen Autoren, welche die Knospung auf Teilungszustände zurückzuführen suchten, nicht ganz unrecht geben; außerdem dürften sich derartige Beziehungen bei genauerer Untersuchung der betreffenden Tierformen gewiß auch sonst noch ergeben.

Damit soll aber nicht gesagt sein, daß die Knospung überhaupt und immer auf Teilung zurückzuleiten sei; wenn die Ausbildung der Knospen unter Umständen auf diesem Wege erfolgt sein kann, so braucht sie es doch nicht zu sein. Vielmehr spricht das Verhalten mancher Tiergruppen dafür, daß die bei ihnen auftretenden verschiedenen Fortpflanzungsarten unabhängig voneinander entstanden sein können. Eine ähnliche Auffassung ist ebenfalls wiederholt und gerade auch in neuerer Zeit mehrfach ausgesprochen worden (Seeliger, Weismann, Haecker, Kühn, Deegener).

Für die letztere Annahme trifft man innerhalb größerer oder kleinerer Abteilungen des Tierreichs genügende Beispiele. Mit einigen von ihnen hatten wir uns schon vorher in andrer Hinsicht zu beschäftigen, z. B. mit den Hydromedusen. Die gewöhnliche Art ihrer Knospung durch Ausstülpen beider Keimblätter unter entsprechender Zellenvermehrung, die Beteiligung der subepithelialen (interstitiellen,

indifferenten) Zellen, die Wucherung nur eines (des äußeren) Keimblattes, sodann die Gonoblastie, endlich die verschiedenen Formen der Medusenteilung dürften sich nicht ganz leicht und ohne Zwang aufeinander beziehen bzw. auf einen gemeinsamen Ursprung zurückführen lassen. So nimmt denn auch Kühn an, daß es sich bei ihnen um grundsätzliche Verschiedenheiten handelt, bei denen man es nicht mit ursprünglichen Entwicklungsvorgängen, sondern mit Anpassungen zu tun hätte, die »von vielen Formen ganz unabhängig auf die eine oder andre Weise erworben wurden«.

Von den Knospungsweisen der Medusen war weiter oben (S. 389 u. 392) schon ausführlich die Rede, auf die Teilungserscheinungen hingegen muß noch etwas genauer eingegangen werden; sie sind besonders von *Gastroblasta* recht gut bekannt und wiederholt dargestellt worden. Übrigens vollziehen sie sich auch bei dieser Meduse durchaus nicht immer in derselben, übereinstimmenden Weise. Als gewöhnliche Längsteilung stellt sich der Vorgang dar, wenn zuerst der Magenstiel gespalten und dadurch verdoppelt wird (*Mesonema*, *Phialidium*), worauf vom Rande her eine Furche einschneidet (Fig. 7 *A*), die sich gegen die Mitte fortsetzt und zwischen den beiden Magenstielen durchschneidend die Meduse in zwei Hälften zerlegt (Fig. 6 und 7). In ganz entsprechender Weise kann sich der Vorgang wiederholen, so daß aus der einen bald vier kleinere Medusen entstehen (Fig. 6).

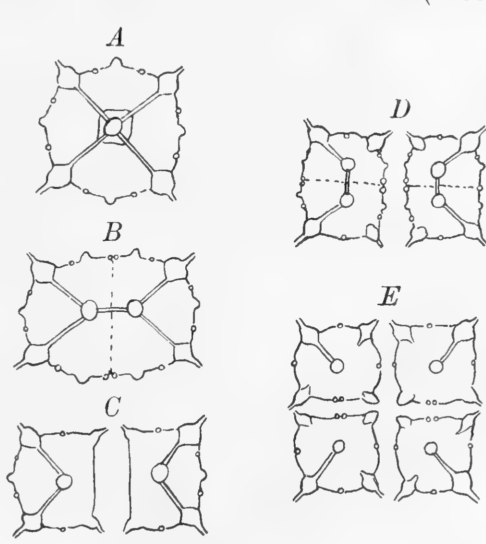


Fig. 6 *A*—*E*.
Gastroblasta raffaeli, schematische Darstellung des Teilungsvorganges *A* u. *B*, Verdoppelung des Magenstiels, *B* u. *C*, Teilung in zwei Stücke, *D* u. *E*, Wiederholung des Teilungsvorganges an den beiden ersten Teilstücken in gleicher Weise.

Insofern nicht eine eigentliche Spaltung des Magenstiels zu erfolgen braucht, sondern ein neuer Magenstiel am Grunde des ersten, aber auch unabhängig von ihm an einem Radiärkanal auftreten kann (*Gastroblasta*), hat man hierbei an einen Knospungsprozeß gedacht und Chun sprach direkt von einer Kombination der Teilung und

Knospung. Dieses Verhalten wird dadurch noch auffälliger, daß mehr als die für die nächste Teilung erforderliche Zahl von Magenschläuchen (bis zu neun) an der Meduse angelegt werden und diese somit nach A. Langs Ausdruck als eine durch unvollständige Teilung entstandene »Medusenkolonie« erscheint. Ähnliches würde etwa bei einer mit Knospen besetzten *Hydra* der Fall sein, ehe diese zur Ablösung gelangen. Auch dieser Zustand könnte länger andauern und schließlich zur Bildung einer kleinen Kolonie führen, wie dies in ganz entsprechender Weise bei andern Hydroidpolypen geschieht. Noch mehr erinnert das Verhalten der Magenschläuche an das Auftreten der Nährpolypen in den späteren Entwicklungsstadien der Siphonophorenkolonie. So können auch hier ähnliche Ergebnisse auf recht verschiedene Weise erzielt werden.

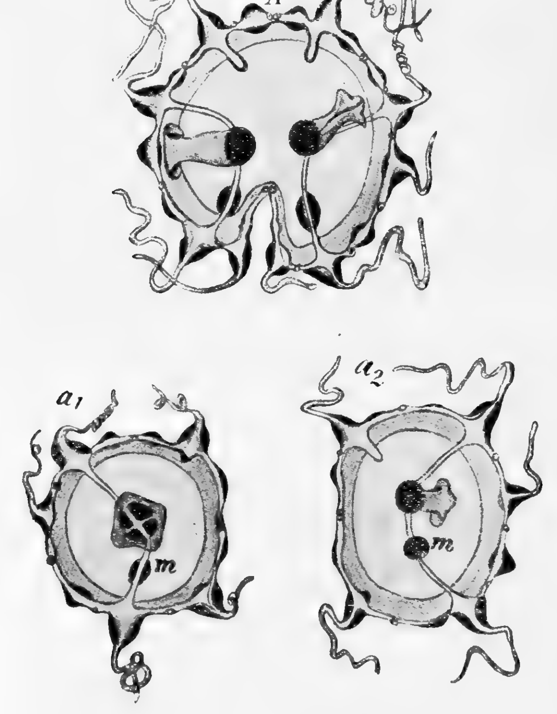


Fig. 7 *A*, a_1 a_2.
Gastroblasta raffaeli. *A*, Verdoppelung des Magenstiels und Einschnürung vom Schirmrand her; a_1 und a_2 die beiden Teilstücke, die neben dem Magenstiel bereits die Anlage eines neuen Magenstiels (*m*) aufweisen (nach A. Lang, 1886).

Die Umwandlung von Teilen des Schirmes zur Anlage der neuen Meduse kann in einer Weise geschehen, bei welcher der ganze Anlagebezirk so verkleinert wird, daß der ursprüngliche Teilungsvorgang auch hier stark modifiziert und nach der Richtung eines Knospungsprozesses verschoben erscheint. Derartig vollzieht sich die ungeschlechtliche Vermehrung nach der von A. G. Mayer gegebenen Darstellung bei *Niobia dendrotentaculata*, einer von ihm bei den Tortugas (Florida) gefundenen craspedoten Meduse, deren Tentakel durch verschiedene Länge ausgezeichnet sind, weil sie erst nacheinander zur Ausbildung gelangen. Dementsprechend sind sie auch verschieden bei der Neubildung von

Medusen beteiligt. Diese geht vom Schirmrand und zwar von der Tentakelbasis aus, indem die Randbulben unter Mitverwendung des Tentakels geradezu in die jungen Medusen umgeformt werden (Fig. 8 und 9). Der Prozeß setzt zunächst an dem ältesten Tentakel ein, worauf die andern jüngeren allmählich nachfolgen, bis aus allen Randbulben Medusen hervorgegangen sind (Fig. 9). Die Umwandlung der Randbulben beginnt mit einem Anschwellen und kegelförmigen Erheben der Tentakelbasis (Fig. 8 *A*); an ihr dringt bruchsackartig eine vom Ectoderm überkleidete Ausstülpung des Ring- oder Radiärkanals nach der Umbrellarseite vor, die Anlage des Manubriums der jungen Meduse. Zwei neben dem unverändert in die neue Meduse übergehenden Tentakel auftretende konische Erhebungen liefern zwei neue Tentakel (Fig. 8 *B* und 9). Diese wachsen heran und weitere Tentakel treten auf, wobei die Anschwellung ihrer Basis schon bald beginnt. Eine zipfelförmige Ausbiegung des Ringkanals hatte sich schon früh in die Tentakelbasis erstreckt, welcher Vorgang sich dann bei jedem neuen Tentakel wiederholt.

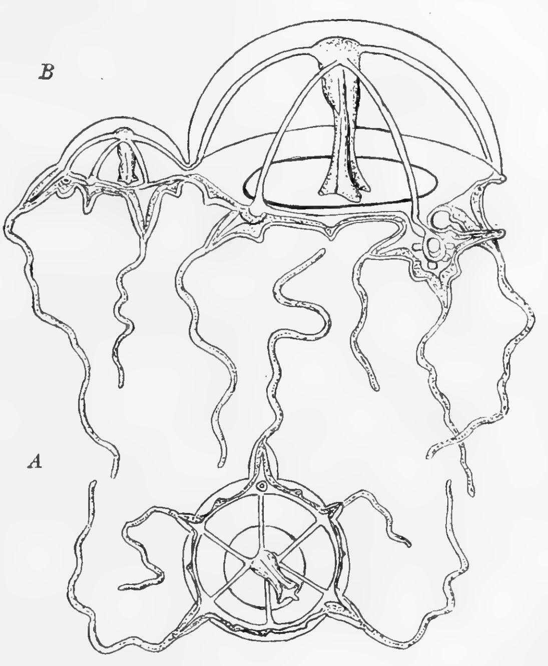


Fig. 8 *A* und *B*.
Niobia dendrotentaculata. A) junge eben abgelöste Meduse mit verschieden langen Tentakeln und verdickten Randbulben. B) etwas ältere Meduse mit in Ausbildung begriffenen Medusen verschiedener Stadien (nach A. G. MAYER, 1910).

Mit der zunehmenden Vergrößerung der Meduse und weiteren Ausbildung ihres Schirmrandes schließt sich der Ringkanal an der Verbindungsstelle mit dem Muttertier; der Zusammenhang mit dem Magenstiel war durch die Ausgestaltung des Radiärkanalsystems schon früher hergestellt worden (Fig. 8 *B* und 9). Auch das Manubrium hat seine vierkantige Form angenommen und die Ecken ziehen sich in der bekannten Weise zipfelförmig aus, wobei es erheblich an Länge zunimmt.

Wenn die junge Meduse so in der Hauptsache ihre endgültige Form angenommen hat, denn auch der Schirm scheint bereits gewölbt (Fig. 8 *B*), dann wird ihre und die Verbindung ihrer Organe mit dem Muttertier allmählich gelöst; von ihm befreit, schwimmt sie alsbald gewandt davon. Die an der Ablösungsstelle am Schirmrand, sowie sonst noch nötigen Restitutions- und Entwicklungsvorgänge werden während des freien Lebens bald noch bewerkstelligt.

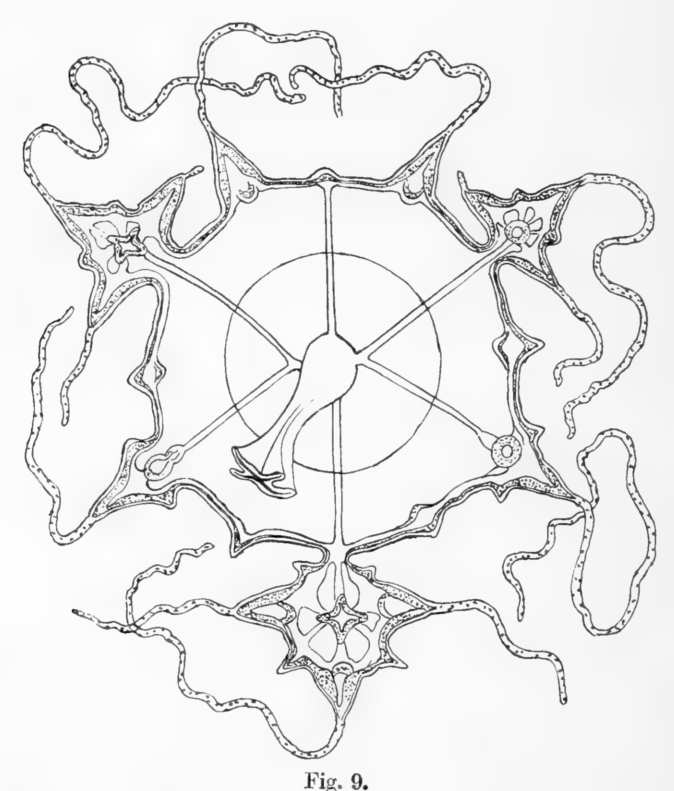


Fig. 9.
Niobia dendrotentaculata, Oralansicht, mit jungen Medusen in verschiedenen Altersstadien an den Randbulben (nach A. G. Mayer, 1910).

Wie man sieht, handelt es sich hierbei um einen höchst eigenartigen Verlauf der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Da der Vorgang noch wenig bekannt sein dürfte, wurde er etwas eingehender geschildert, um diese sonderbare Modifikation des Teilungsvorgangs besser hervortreten zu lassen. Denn mit einer solchen hat man es gewiß zu tun, wenn auch Chuns Auffassung einer Kombination von Teilung und Knospung hier noch mehr am Platze wäre, wie denn auch A. G. Mayer von einer Knospung der Meduse spricht.

Wie die Medusen zeigen auch die Polypen recht weitgehende Verschiedenheiten ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Abgesehen von den Knospungserscheinungen, die hier nicht weiter herangezogen werden sollen, sei nur an die schon früher erwähnte Querteilung der *Protohydra* und *Hydra* (Fig. 10 *A* und *B*), sowie an deren Längsteilung (Fig. 10 *C*) erinnert; ferner an die Teilungsfähigkeit des höchst merkwürdigen, in den Eiern des Sterlets lebenden *Polypodium hydriforme* (Fig. 11 *A*—*C*), auf dessen Fortpflanzung sicher die ungewöhnlichen Lebensverhältnisse eingewirkt haben. Nehmen wir dann die schon früher behandelte Teilung des *Hypolytus* in ungleiche Stücke und die Frustulationsprozesse der Hydroidpolypen hinzu (vgl. S. 375), so ist dies in der Tat eine Summe verschiedenartig verlaufender Fortpflanzungsvorgänge, die nicht immer ganz leicht aufeinander zurückzuführen sein werden und sicher der Anpassung an besondere Lebensverhältnisse ihre Entstehung verdanken.

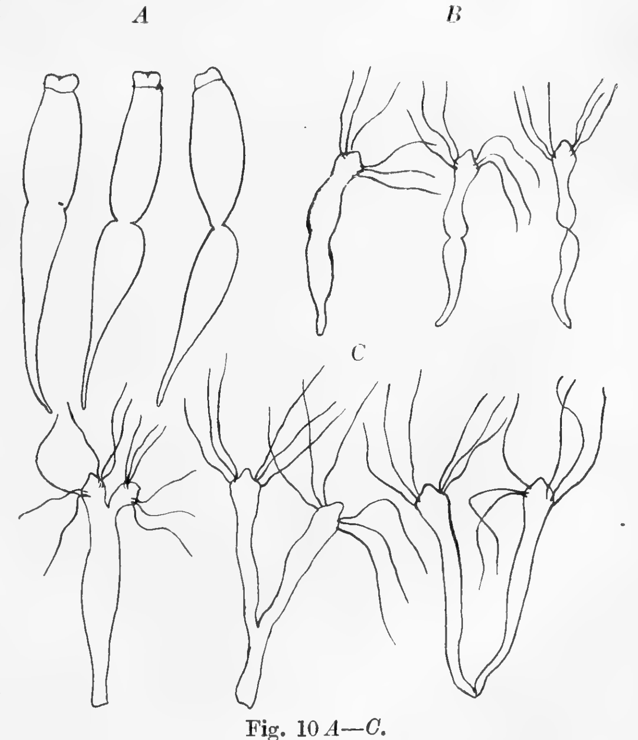


Fig. 10 *A*—*C*.
Je drei Stadien der Querteilung von *Protohydra* (*A*), der Querteilung von *Hydra* (*B*) u. der Längsteilung von *Hydra* (*C*), zum Teil nach Kölitz.

Doch ist auch damit die reiche Fülle dieser Erscheinungen noch nicht erschöpft, insofern die Teilungs- und Knospungserscheinungen an den Larven der Cölenteraten dabei keine Berücksichtigung fanden. Auf sie einzugehen, ist hier nicht meine Absicht, doch muß wegen der Vollständigkeit des Bildes immerhin auf die Fähigkeit einer ganzen Reihe von Larvenformen von Polypen und Medusen hingewiesen werden, sich in recht verschiedenen Altersstadien und auf recht verschiedene Weise ungeschlechtlich zu vermehren. Dabei bleibt es nicht selten

zweifelhaft, ob man die betreffende Fortpflanzungsart der Teilung oder Knospung zurechnen soll[1]. Hierunter befinden sich Formen wie *Haleremita*, *Gonionemus*, *Microhydra*, der knospende *Polypodium*-Schlauch, die Cuninen u. a., für welche man ohne weiteres, besonders bei den parasitischen Formen die Einflußnahme der Lebensweise auf die Art der Fortpflanzung annehmen möchte.

Es wurde hier eine recht einheitliche Abteilung des Tierreichs ausgewählt, um an ihr die Verschiedenartigkeit der bei ihren Vertretern vorkommenden Fortpflanzungsarten zwar längst nicht erschöpfend, sondern nur andeutungsweise und in den hauptsächlichsten Formen zu erläutern. Der Versuch, sie auf eine möglichst einheitliche Wurzel zurückzuleiten, läßt sich in der Weise durchführen, daß die verschiedenen Fortpflanzungsarten dann als Modifikationen der typischen Teilung oder Knospung erscheinen. Dagegen läßt sich vielleicht insofern nicht viel einwenden, als die Fähigkeit zu einer derartigen Form der Monogonie vorhanden war, verbunden mit einem weitgehenden Regenerationsvermögen. In Besitz dieser Eigenschaft vermochten die Tiere dann unter dem Einfluß besonderer Lebensverhältnisse jene verschiedenartigen Formen der Fortpflanzung zu erwerben, die späterhin sicher noch eine weitere Ausgestaltung erfuhren.

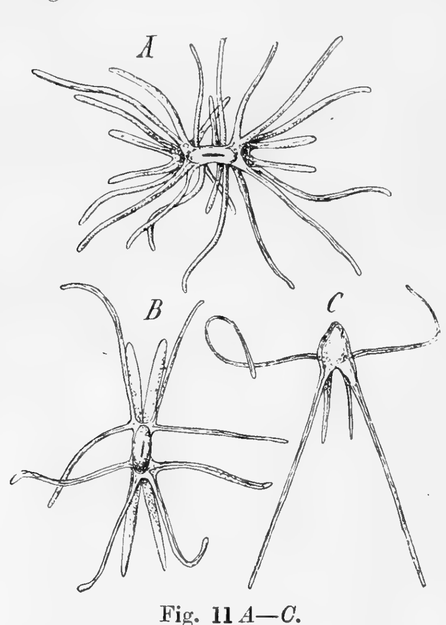


Fig. 11 *A—C*.
Polypodium hydriforme. *A* die mit 24 Tentakeln ausgestattete, 12 Tentakle tragende und *C* die dieser entstammende Form mit nur 6 Tentakeln (nach Ussow, 1887).

In ähnlicher Weise, wenn auch vielleicht nicht in so großer Mannigfaltigkeit wie bei den Cölenteraten, treten auch bei andern Gruppen des Tierreichs recht verschiedenartige Formen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auf; es sei nur an die Tunicaten und Würmer erinnert, innerhalb deren einzelnen Abteilungen (Ascidien, Salpen, Anneliden, Plathel-

[1] Vgl. Korschelt-Heider, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. S. 512—532.

minthen) man ebenfalls zweifelhaft sein kann, ob die verschiedenen Formen der Monogonie aufeinander zurückzuführen oder unabhängig voneinander entstanden sind. Insofern zumeist die phylogenetischen Bindeglieder fehlen, erscheint es im allgemeinen nicht sehr erfolgreich, sich in weitgehende Erwägungen über diese Frage einzulassen, wenn sie auch bei einer Vergleichung der verschiedenen Fortpflanzungsarten nicht ganz zu entbehren sind. Jedenfalls haben die Versuche der einzelnen Autoren auf diesem Gebiet (Leuckart, Haeckel, Lang, v. Kennel, Chun, v. Wagner, Weismann, Seeliger, R. Hertwig, Hartmann, Haecker, Deegener u. a.) zu recht abweichenden Ergebnissen geführt. So steht der zuletzt Genannte und Neueste von ihnen (Deegener 1915) auf dem Standpunkt, daß »Teilung und Knospung wesensverschieden sind und keine als die Vorstufe der andern angesehen werden kann«. Beide Formen der Monogonie sind also nach dieser Anschauung heterogener Natur und höchstens kommen Kombinationen beider vor. Ob sich der Satz in dieser entschiedenen Fassung wenigstens des ersten Teils halten lassen wird, erscheint fraglich; schon der zweite Teil stimmt bedenklich. Daß Teilung und Knospung unter Umständen verschiedener Herkunft sein mögen und auch innerhalb derselben Abteilung unabhängig voneinander entstanden sein können, ist sehr wahrscheinlich und geht aus den vielen oben angestellten Erörterungen hervor. Dies braucht aber kaum zu hindern, daß nicht unter andern Umständen etwa Teilungs- in Knospungsvorgänge übergeführt werden können, wofür mancherlei spricht. Da diese Dinge zum Teil schon vorher berührt und in der noch nicht lange zurückliegenden Darstellung unsres Lehrbuchs behandelt wurden, soll hier nicht weiter darauf eingegangen werden.

10. Teilung in frühen Entwicklungsstadien.

Es ist eine bemerkenswerte Erscheinung, daß die Fähigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht nur den ausgebildeten Tieren zukommt, sondern bereits auf recht frühen Stadien der Entwicklung eintreten kann. Dabei sei die Frage außer acht gelassen, inwiefern man bei nicht geschlechtsreifen Tieren von einem Erlangen der endgültigen Ausbildung sprechen darf. Man wird es im allgemeinen tun, wenn die Organisation der zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergehenden Tiere mit derjenigen im geschlechtsreifen Zustand (abgesehen von den zum Geschlechtsapparat gehörigen und andern nicht sehr beträchtlichen, damit mehr oder weniger im Zusammenhang stehenden Einrichtungen) ziemlich übereinstimmt. Eine *Hydra*, die sich durch

Knospung vermehrt, gleicht ungefähr dem mit Hoden und Ovarien versehenen Tier, wie auch das *Microstomum* oder die sich teilende Nais in ihrer Organisation im ganzen mit den Geschlechtstieren übereinstimmen. Jedenfalls können die vorhandenen Unterschiede nicht als sehr beträchtlich angesehen werden und ähnlich verhält es sich bei andern Tieren, die sich auf dem Wege der Monogonie fortpflanzen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei einer Anzahl von Tieren, die schon im Larven- oder Embryonalzustand zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung übergehen. Von derartigen Erscheinungen mußte schon vorher mehrfach gesprochen werden. Es handelte sich dabei hauptsächlich um die an Jugendformen und Larven der Cölenteraten auftretenden Knospungs- und Teilungsvorgänge, von denen die ersteren bereits im vorhergehenden Abschnitt kurz erwähnt und die letzteren bei Besprechung der »vegetativen Fortpflanzung« deshalb herangezogen wurden, weil sich der Vorgang in recht unregelmäßiger Weise vollziehen und zur Abschnürung kleinerer Teilstücke an verschiedenen Stellen des Körpers führen kann.

Als eine Teilung im Jugendzustand erscheint auch diejenige der Keimschläuche bei den Trematoden und ebenso die gelegentlich zu beobachtende Teilung der Cysticercen bei den Cestoden, auf welche Vorgänge noch zurückzukommen sein wird (S. 440ff.).

Derartige, freilich gesetzmäßiger verlaufende Teilungen in jugendlichem Zustand sind bei den Tunicaten nicht selten. Abgesehen von dem ungemein frühen Auftreten der Knospungs- und Teilungsvorgänge bei Ascidien- und Pyrosomenlarven bzw. Embryonen, sei nur an die tatsächlichen Teilungen der auf ganz niederer Entwicklungsstufe stehenden, einfachgebauten Blastzoid- und Wanderknospen der Ascidien (*Distaplia*) und Salpen (*Doliolum*) erinnert. Um die Zahl der Knospen zu vermehren, können diese bald nach ihrer Entstehung durch queres Zerschnüren in je zwei neue Knospen geteilt werden.

Die Möglichkeit der Teilung von Embryonen ist auch bei andern Tierformen eine häufig besprochene, teils vermutete, teils bewiesene Erscheinung, wie das allbekannte Beispiel des *Lumbricus trapezoides* zeigt, dessen Embryonen sich im Gastrulastadium in zwei getrennt voneinander zur Entwicklung gelangende Hälften zerschnüren. Daß die Fähigkeit zu solchen und früheren Teilungen im Embryonalzustand auch sonst noch vorhanden und weiter verbreitet sein mag, als sich beobachten läßt, dafür sprechen die mit recht verschiedenartigen Tierformen (Cölenteraten, Echinodermen, Chordaten) erfolgreich ausgeführten Versuche, die Eier auf frühen Furchungsstadien in die entsprechenden

Teilstücke zu zerlegen und deren Weiterentwicklung (unter Umständen zu vollständigen Tieren) dadurch zu veranlassen.

Im Anschluß daran dürfen die ebenfalls häufig erwähnten Beispiele embryonaler Teilung bei einigen parasitischen Hymenopteren und Gürteltieren, also recht verschiedenen Tierformen, nicht unerwähnt bleiben. Bei den ersteren, Vertretern der Gattungen *Encyrtus*, *Polygonatus* und *Litomastix*, welche ihre Eier in Schmetterlings- und Dipteren-eier ablegen, vollziehen sich während der frühen Embryonalentwicklung sehr eigentümliche Vorgänge, die zur Bildung in sich abgeschlossener Morula-ähnlicher Zellenkomplexe und durch deren Teilung zur Entstehung einer großen Zahl von Embryonen führen. Diese liegen in einer gemeinsamen Hülle, innerhalb deren sich jeder für sich weiter entwickelt. Bezüglich der dabei wie vorher sich abspielenden höchst merkwürdigen und weiterer Aufklärung bedürftigen Entwicklungserscheinungen, die bei den genannten Formen etwas verschiedene sind, sei auf die von Marchal und Silvestri gegebenen Darstellungen verwiesen.

Mit der hier nur flüchtig gekennzeichneten, bei Insekten beobachteten Polyembryologie wird diejenige der Gürteltiere verglichen, obwohl naturgemäß die zu ihr hinführenden Vorgänge ganz andre sein müssen. Bei *Tatusia hybrida* und andern Gürteltieren liegt für gewöhnlich eine Anzahl Embryonen innerhalb desselben Chorions, die durch Teilung des Embryos zu einer Zeit entstanden, als die beiden primären Keimblätter an ihm bereits ausgebildet waren. Übrigens bleibt auch dann noch ein Zusammenhang der Embryonen erhalten, deren verhältnismäßige Unabhängigkeit gegeneinander erst bei der Abhebung der Embryonen vom Dottersack beginnt (Fernandez).

Als durch Teilung aus einem Ei entstanden faßt man bekanntlich auch die bei andern Säugetieren und beim Menschen innerhalb desselben Chorions liegenden Embryonen (Zwillings-, Drillingsbildungen usw.) auf und wie schon oben bemerkt wurde, mag es sein, daß derartige Teilungen auf sehr früher oder etwas späterer Embryonalstufe häufiger als bisher angenommen vorkommen. Ihren Ursachen nachzugehen, die in Ernährung-, osmotischen, Druck- und andern mechanischen Verhältnissen liegen können, würde von großem Interesse, freilich auch schwer ausführbar sein.

11. Teilung und Knospung der Protozoen; Beziehungen zwischen ihrer ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung.

Obwohl die Protozoen wegen ihrer völlig andersartigen ungeschlechtlichen Fortpflanzung so wenig wie möglich in den Kreis dieser Betrach-

tungen gezogen werden sollen, läßt sich dies doch nicht ganz umgehen, wie schon der Vergleich zwischen der bei ihnen und den Metazoen obwaltenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung erkennen ließ (vgl. S. 386). Wie dort auseinandergesetzt wurde, ist es nicht die Monogonie, sondern die Amphigonie der Protozoen, welche in die entsprechende Fortpflanzungsart der Metazoen übergeht, so daß deren Monogonie eine Neuerwerbung darstellt. Insofern diese somit bei den Metazoen als sekundär, die Amphigonie jedoch als der für sie ursprünglichere Vorgang erscheint, ist es für dessen Beurteilung auch bei den Metazoen von Bedeutung, ob und wie er bei den Protisten auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung zu beziehen und aus ihr herzuleiten ist.

Bei den Protozoen ist jedenfalls die einfachste und ursprünglichste Form der Fortpflanzung die mit einer Kernteilung verbundene Durchteilung des Körpers, wie man sie bei den Amöben und von ihnen aufwärts bis zu den höchststehenden und differenziertesten Einzelligen findet. Während bei den weniger differenzierten, niedriger stehenden Protozoen, abgesehen von dem allerdings sehr wichtigen Verhalten des Kernes und seiner Bestandteile (Amitose und Mitose, Chromosomenzahl und Reduktion, Vorhandensein und Fehlen der Centrosomen usf.) wegen der Unregelmäßigkeit ihrer Körpergestalt besondere Formen des Teilungsvorgangs kaum festzustellen sind, lassen sich mit weiter fortschreitender Differenzierung und regelmäßiger Ausbildung des Körpers, durch den nunmehr bestimmte Achsen gelegt werden können, Quer- und Längsteilungen unterscheiden. Ohne daß darauf großes Gewicht gelegt werden soll, ist diese Tatsache doch insofern bemerkenswert, weil sie einmal gewisse Unterschiede im Verlauf dieser einfachen Fortpflanzungsart zu erkennen gibt und anderseits den Übergang zu jener andern, als Knospung bezeichneten Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung erleichtert.

In letzterer Beziehung kommt besonders die Längsteilung in Betracht, wie sie bei Flagellaten und Infusorien gefunden wird. Bei ihr kann die Teilungsebene ungefähr in die Längsachse fallen, so daß etwa gleich große Teilhälften entstehen, aber sie kann auch aus der Längsachse herausrücken, wodurch ein größeres oder kleineres Teilstück zustande kommt. Bildet die Teilungsebene noch dazu mit der Hauptachse einen spitzen Winkel, denn auch Schrägteilungen sind nicht selten zu beobachten, so gelangt in mehr oder weniger unregelmäßiger Lagerung zum größeren (Haupt-)Stück ein entsprechend kleines Teilstück zur Ablösung. Dann wird also ähnlich wie bei der Knospung der Metazoen die Individualität des sich fortpflanzenden

Tieres nicht aufgelöst, sondern es bleibt gewissermaßen als Muttertier erhalten und läßt ein bzw., wenn der Vorgang sich wiederholt, mehrere Tochtertiere von sich aus entstehen. Diesen (wie die Teilung ebenfalls mit Kernteilungen verbundenen) Vorgang nannte man Knospung und eine Verschiedenheit von jener wird eben nur im Größenunterschied der beiden Teilstücke gefunden (Bütschli 1889, Doflein 1912 u. a.). So nennt Bütschli die Knospung der Ciliaten nur eine Modifikation der Teilung und Doflein spricht von Übergängen zwischen beiden Arten der Monogonie.

Weitere Abänderungen des Teilungs- bzw. Knospungsvorganges können jedenfalls darin gefunden werden, daß die Bildung kleiner Teilstücke sich rasch nacheinander wiederholt, um zu einer vollkommen räumlichen Trennung und längerem Vereinigtbleiben innerhalb einer Hülle zu führen. Dies ist bei der multiplen Teilung, Sporenbildung usw. der Fall, wobei freilich ebenfalls gewisse, hier nicht zu berücksichtigende Verschiedenheiten der Kernteilung in Betracht kommen. Von der Knospung pflegen sich diese Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung dann doch wieder dadurch zu unterscheiden, daß die Individualität des Muttertiers, wenn sie auch zunächst erhalten bleibt, im Verlauf der weiteren Teilungen schließlich aufgelöst wird.

Die letzteren Vorgänge, bei denen eine größere Zahl von Teilstücken gebildet wird, können zur geschlechtlichen Fortpflanzung hinüberführen, doch braucht dies nicht der Fall zu sein, denn wir kennen anderseits auch genügend Fälle aus den verschiedenen Abteilungen des Protozoenreichs, bis hinauf zu den Infusorien, in welchen durch derartige multiple Teilungen keine Gameten, sondern mit oder ohne Vermittelung von Schwärmern, auf ungeschlechtlichem Wege neue Individuen gebildet werden. Insofern der (multiple) Teilungsvorgang zur Bildung von Gameten führt, welche später kopulieren, hat man bereits den Übergang zur geschlechtlichen Fortpflanzung vor sich, aber da es sich hierbei um weniger einfache Verhältnisse handelt, bleibt die Frage zu erwägen, ob nicht auch primitivere Formen der Teilung zur Bildung geschlechtlicher Fortpflanzungskörper führen können. Das ist in der Tat der Fall.

Das einfachste wäre jedenfalls, wenn die durch jene obenerwähnten Teilungsvorgänge zustande gekommenen, ungefähr gleich großen Teilstücke etwa infolge besonderer Beschaffenheit ihrer Kerne in der Lage wären, miteinander zu kopulieren und eine dauernde oder vorübergehende Vereinigung ihrer Kerne herbeizuführen. Derartige primitive Verhältnisse sind schon lange von den niederen Pflanzen bekannt;

es braucht nur an das lehrreiche, häufig angeführte Beispiel der *Spirogyra* erinnert zu werden (Fig. 12). Bei ihr treten zwei aufeinander folgende Zellen desselben Fadens oder zwei Zellen verschiedener, nebeneinander liegender Fäden durch Fortsätze miteinander in Verbindung (Fig. 12), worauf der Plasmakörper der einen Zelle in die andre Zelle hinübertritt und mit ihrem Protoplasmaleib verschmilzt, um dadurch eine Zygote zu bilden (Fig. 12). Die Kerne beider Zellen sind haploid; es bildet sich ein diploides Syncarion, worauf früher oder später durch zweimalige Kernteilung eine Zahlenreduktion der Chromosomen herbeigeführt wird. Von den durch diese Teilungen gebildeten vier Kernen gehen drei zugrunde und nur einer wird zum Kern des Keimlings, welcher schlauchförmig auswächst und durch bald folgende Zellteilungen den neuen Algenfaden entstehen läßt.

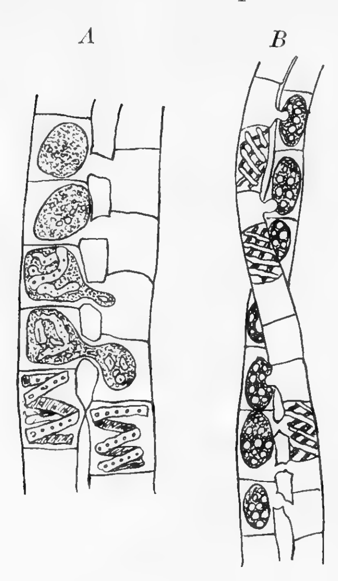


Fig. 12 *A* **und** *B*.
Copulation zweier Fäden von *Spirogyra quinina* (*A*) und *Sp. neglecta* (*B*) mit den Verbindungsbrücken, Übertritt des Protoplasmakörpers in die andere Zelle (*A*) und Zygoten (*A* und *B*); in *B* haben sich zwei kopulierende Fäden in steilen Windungen umschlungen (nach STRASBURGER und TRÖNDLE).

Die mit der Reduktion zusammenhängenden Erscheinungen wurden nur deshalb erwähnt, weil sie eine weitgehende Übereinstimmung mit den betreffenden Vorgängen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Protozoen und Metazoen erkennen lassen und dadurch die Bedeutung der Zellenverschmelzung als Geschlechtsakt außer Zweifel setzen. Er erscheint deshalb von besonderem Interesse, weil er sich an Zellen vollzieht, die anscheinend von den übrigen Zellen des Algenfadens nicht unterscheidbar sind. Die mit dem Geschlechtsakt verbundenen Reduktionsteilungen treten erst nach der Kernverschmelzung ein. Die Beziehungen der Fortpflanzung nicht nur, sondern auch der geschlechtlichen Fortpflanzung zu den anscheinend nur vegetativen Zellen, also zu den bloßen Wachstumsvorgängen liegen hier deutlich zutage. Unter besonderen äußeren oder inneren Verhältnissen treten gewisse Zellen dieser niederen Organismen, welche sich andernfalls weiter durch Teilung vermehrt haben würden, in einen Geschlechtsakt ein.

Das Beispiel der conjugierenden Algenfäden wurde deshalb her-

angezogen, weil es die hier zu erläuternden Erscheinungen besonders klar hervortreten läßt, aber auch bei den Protozoen und sogar bei den höchststehenden unter ihnen können die Verhältnisse noch ganz ähnlich liegen. Bei den Infusorien würden sich die Individuen, welche miteinander conjugieren, unter Umständen noch fortgesetzt weiter durch Teilung haben vermehren können, wenn nicht besondere Verhältnisse auf sie eingewirkt hätten, die sie zur Copulation veranlaßten. Die Tatsache, daß Infusorien dazu gebracht werden können, sich jahrelang durch Tausende von Generationen nur auf dem Wege der Teilung zu vermehren, bestätigt diese Annahme.

Welcher Art die Einflüsse sind, wodurch die Infusorien zur Conjugation getrieben werden, dürfte mit einiger Sicherheit schwer zu entscheiden sein. Man hat eine feststehende Einrichtung darin gesehen, welche das Altern verhindern und die sich damit einstellenden Mängel beheben soll; freilich erfuhr diese Annahme durch das Ergebnis jener bis zu mehreren Tausend ausschließlich auf dem Wege der Teilung fortgeführten Generationen eine gewisse Erschütterung. Jedenfalls dürften von außen kommende Einflüsse mitwirken, indem sie gewisse Änderungen der inneren Organisation, besonders des Kernapparates hervorrufen, die dann ihrerseits das Bedürfnis zur Kernvereinigung mit sich bringen und dadurch die Conjugation herbeiführen. Solche Einflüsse sind in allen möglichen Lebensbedingungen in Ernährungsverhältnissen, Beschaffenheit des umgebenden Mediums, Temperatur, Licht und anderen Faktoren zu suchen, denen man zumal in den neueren Untersuchungen eine größere Aufmerksamkeit geschenkt hat.

Als ein Ergebnis jener Einwirkungen wäre z. B. das Verhältnis des Kernes zum Zellplasma zu betrachten (R. Hertwigs Kernplasmarelation), wonach das Volumverhältnis zwischen Kern- und Protoplasma unter dem Einfluß der Ernährungsbedingungen (infolge Größenzu- und Abnahme des Kernumfangs) schwankt und nach der Richtung beeinflußt werden kann, daß die Neigung zur Fortpflanzung (durch Teilung) verstärkt oder vermindert wird. Es ist anzunehmen, daß durch solche und ähnliche Einwirkungen auch die Hinneigung zur Conjugation ausgelöst und diese bewirkt wird. Die dabei stattfindende Kernverschmelzung bringt naturgemäß eine Änderung in der Beschaffenheit der Kerne mit sich, von der anzunehmen ist, daß sie für den weiteren Vollzug der Lebensvorgänge vorteilhaft sein muß. Die älteren Beobachtungen von Bütschli, Maupas, R. Hertwig u. a., sowie die neueren von Calkins, R. Hertwig, Woodruff, Erdmann u. a.

lassen sich jedenfalls im Sinn einer derartigen Herbeiführung und Aufgabe der Conjugation deuten, wie sie auch mit den von Weismann, Bütschli, R. Hertwig, Schaudinn, Hartmann, Doflein und andern Protozoenforschern geäußerten Anschauungen zu vereinigen sind.

Wegen der übereinstimmenden Volumen- und Organisationsverhältnisse der beiden in die Conjugation eintretenden Individuen wurden diese hochstehenden, sehr spezialisierten Einzelligen als Beispiel gewählt, jedoch ist dabei zu berücksichtigen, daß sie im übrigen keinerlei ursprüngliche Verhältnisse aufweisen, vielmehr ihr Kernapparat eine hohe Spezialisierung erlangt hat. Das zeigt jedenfalls die Ausbildung des Macro- und Micronucleus, welchen beiden Kernen verschiedene Aufgaben zukommen und von denen der letztere als »Geschlechtskern« verwendet wird.

Demgegenüber wäre das einfachste Verhalten, wenn in zwei miteinander copulierenden Protozoenindividuen, die sich in Größe und Organisation von den übrigen nicht unterscheiden und deren Kerne ebenfalls keinerlei Eigenart erkennen lassen, die Kernverschmelzung eintreten würde, ohne daß irgendwelche Besonderheiten dabei wahrzunehmen wären. Derartig muß der Vorgang sich gewiß zuerst vollzogen haben, doch nötigte die durch die Kernverteilung herbeigeführte Änderung in der Größe und Organisation des Kernes, welche eine für die Species bestimmte und für die vereinigten Protoplasmakörper nun nicht mehr geeignet ist, zu einer nachträglichen Regulierung der Kernstruktur und Wiederherstellung des richtigen Verhältnisses zwischen Kern und Plasma. Es traten also jene Reduktionserscheinungen ein, wie sie weiter oben für den anscheinend recht primitiven Fall der *Spirogyra* angegeben und auch sonst (als nach der Kernverschmelzung auftretende Reduktionsteilungen) bekannt geworden sind.

Derartige Einrichtungen befestigten sich offenbar mit der regelmäßig eintretenden Befruchtung, jedoch erfuhren sie mancherlei Modifikationen, wie dies aus den veränderten Lebensverhältnissen der betreffenden Pflanzen und Tiere, ihrer sich fortschreitend ändernden Organisation und allen möglichen andern Einwirkungen durchaus erklärlich ist. So kam es denn auch, daß die Reductionsteilungen vor die Kernverschmelzung der beiden Copulanten, d. h. vor den eigentlichen Befruchtungsakt gelegt wurden. Wie das Verhalten der Protozoen zeigt, muß dies übrigens schon recht früh geschehen sein; überhaupt geht die Einrichtung der Befruchtung und der mit ihr zusammenhängenden Reductionsvorgänge sehr weit zurück, denn schon die Rhizopoden, z. B. Heliozoen, lassen sie in ziemlich hoher Differenzierung

erkennen oder weisen sie zum mindesten bei ihren einfachsten Vertretern, den Amöben, auf. Wo sie nicht beschrieben oder nicht gefunden wurden, sondern wo nur von einer Kernvereinigung und dem Wiedereinsetzen der gewöhnlichen Teilungen die Rede ist, hat man den Eindruck, daß die betreffenden Beobachtungen nicht einwandfrei sind, zumal wenn sie nicht unter Berücksichtigung der durch die Ergebnisse der neueren Protozoenforschung erzielten Gesichtspunkte angestellt wurden oder, weil schon weiter zurückliegend, nicht angestellt werden konnten. Hier sollen übrigens diese hauptsächlich auf die Teilungsvorgänge an den Kernen bezüglichen Erscheinungen nicht weiter behandelt werden, doch konnten sie als für die Beurteilung der Beziehungen der geschlechtlichen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung unerläßlich, nicht ganz außer Betracht gelassen werden. In den neueren zusammenfassenden Darstellungen von R. Hertwig, Doflein und Hartmann finden sie eingehende Berücksichtigung.

Wegen Feststellung von Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung wurde ein besonderes Gewicht auf diejenigen Copulations- oder Conjugationsakte gelegt, bei welchen Paarlinge von gleicher Größe und anscheinend gleicher Organisation zusammenkommen und zu dauernder oder vorübergehender Vereinigung gelangen. Aber schon bei recht niederstehenden Protozoen, nämlich unter den Rhizopoden bei den Foraminiferen und auch bereits bei den Amöben, tritt die Bildung und spätere Vereinigung von Sprößlingen auf, welche in Organisation und Größe von den Ausgangstieren recht verschieden sind. Durch rasch aufeinander folgende Teilungen entweder der ganzen Zelle (bei vorläufigem Vereinigtbleiben der Teilstücke) oder aber nur der Kerne mit nachfolgender Sonderung der zugehörigen Protoplasmakörper (multiple Teilung) kommt es zur Bildung einer größeren oder geringeren Zahl von Schwärmlingen (Gameten), die zunächst viel kleiner als das Ausgangstier sind.

Im einfacheren Fall sind die Schwärmer einander an Größe gleich (Isogameten). Nachdem sie zur Abtrennung und völligen Ausbildung gelangt sind und in vielen Fällen Geißeln erhalten haben, kommen je zwei von ihnen zur Verschmelzung. Gegenüber jenem früher besprochenen, offenbar ursprünglicheren Verschmelzungsakt der niederen Protisten, den man als Hologamie bezeichnet, spricht man nun von einer Merogamie. Ein sehr gutes Beispiel dafür bildet der von Schaudinn genau beschriebene Entwicklungsgang des *Trichosphaerium Sieboldi*, jenes den Foraminiferen zugerechneten, mit Gallerthülle und Stachelbesatz ausgestatteten eigenartigen Protozons (Fig. 13*A*).

Bei ihm erfolgt freilich zunächst (durch multiple Teilung) eine Zerlegung in zahlreiche amöboide Agameten und erst nach deren Heranwachsen und abermaliger Zerlegung in zahlreiche kleinere Teilstücke die Ausbildung der geißeltragenden Isogameten (Fig. 13). Diese copulieren, ihre Kerne verschmelzen und aus der Zygote entwickelt sich wieder das mit Hülle und Stachelbesatz versehene Ausgangstier (Fig. 13).

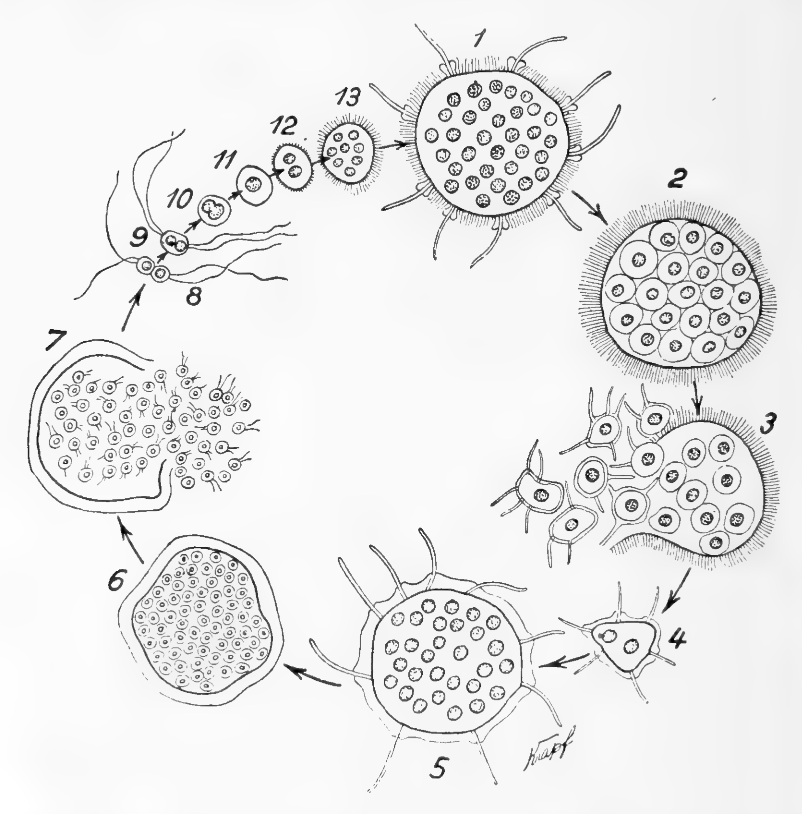


Fig. 13.

Entwicklungskreis von *Trichosphaerium Sieboldi*. *1—3* agame multiple Teilung, *4—7* Gametogonie, *8—10* Copulation, *11—13* Zygote und deren weitere Ausbildung (nach SCHAUDINN aus HARTMANN 1914).

Der Generationswechsel erscheint also hier ausgeprägter und tritt deutlicher hervor als bei jenen primitiven Formen mit Hologamie.

Eine weitere Differenzierung erlangt der Befruchtungsvorgang mit der Ausbildung von Anisogameten, aber auch diese bahnt sich ganz allmählich an. Sie kann von der Hologamie ausgehen und darin bestehen, daß zwar beide Zellen an Organisation ziemlich gleich, an

Umfang jedoch etwas verschieden sind, wie dies bei Flagellaten beobachtet wird. Es mag sein, daß das kleinere Individuum dabei eine etwas größere Beweglichkeit erlangt. Bei andern, allerdings weit höher differenzierten Einzelligen, nämlich bei den Ciliaten, kann ebenfalls ein recht beträchtlicher Größenunterschied der Paarlinge eintreten, wie dies besonders gut von den Vorticellen bekannt ist. Wenn auch der Ausgangspunkt in diesem Fall ein andrer und der Vorgang auf dem Wege der vorübergehenden Vereinigung (Conjugation) zustande gekommen ist, so bleibt doch die Verschmelzung eine dauernde. Ebenso

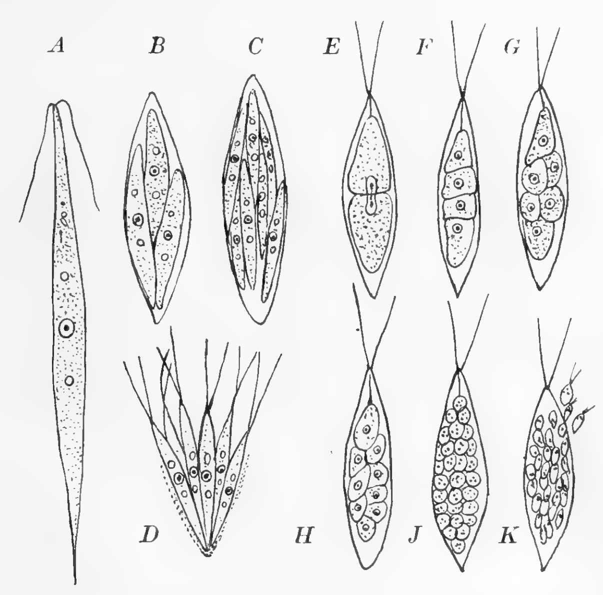


Fig. 14.

A Chlorogonium euchlorum, *B—D* Teilung zur Bildung der Macrogameten, die in *D* von der Hülle befreit sind, *E—K* Teilung zur Bildung der Microgameten, die in *K* aus der an dieser Stelle platzenden Hülle austreten (nach STEIN).

erfuhr das Verhalten des Kernapparates eine Modifikation in dieser Richtung, d. h. es tritt eine Befruchtung des größeren durch den kleineren Paarling ein, im Gegensatz zu dem sonst bei der Conjugation erfolgenden Kernaustausch und der gegenseitigen Befruchtung.

Mehr noch und in weit ausgesprochenerem Maße tritt die Anisogamie in Verbindung mit der Merogamie hervor. Auch hier sind die Unterschiede im Umfang und Organisation zwischen den copulierenden Anisogameten unter Umständen nur recht geringfügig, so daß der betreffende Vorgang auf eine frühere Isogamie zurückzuführen sein dürfte. Wenn wie bei manchen Flagellaten die rasch aufeinander

folgenden Teilungen des Tieres weiter fortgesetzt werden, so entsteht eine recht große Anzahl kleiner Schwärmer (Microgameten, Fig. 14 *E—K*), während bei früherem Aufhören der Teilungen eine geringere Zahl größerer Schwärmer zustande kommt (Macrogameten, Fig. 14 *B—D*). Wesentliche Unterschiede zwischen ihnen brauchen im übrigen nicht vorhanden zu sein, so daß sie in dieser Beziehung den Isogameten andrer Flagellaten recht ähnlich sind.

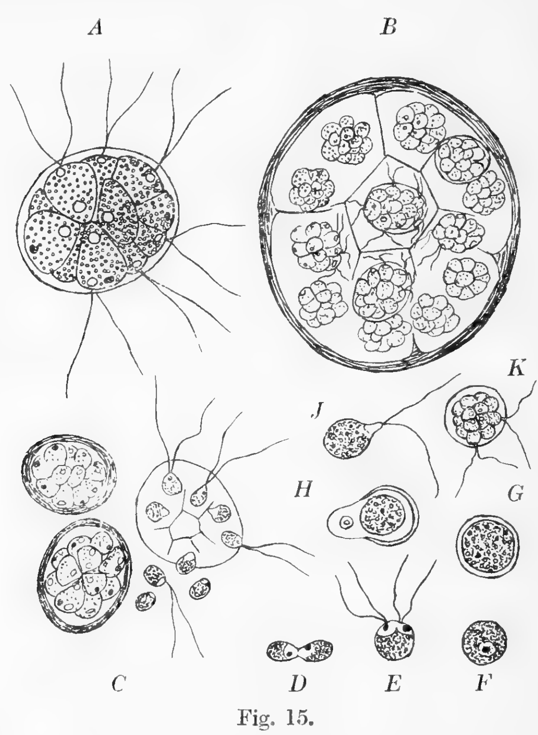


Fig. 15.

Pandorina morum nach PRINGSHEIM. *A* eine schwärmende »Familie«, *B* in 16 Tochterfamilien geteilt, *C* drei Familien, von denen eine sich in die Gameten auflöst, *D* und *E* deren Conjugation, *F* und *G* eben entstandene ausgewachsene Zygote, *H* deren Umbildung in dem Schwärmling (*J*), *K* die aus eben diesen entstandene junge Familie, die später wieder heranwächst.

Derartige Verschiedenheiten finden sich bei recht nahe stehenden Formen. So sind die Microgameten der *Pandorina* von deren Macrogameten recht wenig verschieden (Fig. 15). Bei *Eudorina* hingegen setzt sich in den weiblichen Kolonien die Teilung nur bis zur Bildung von 16 oder 32 Zellen fort, während in den männlichen Kolonien die Teilung viel weiter geht und dadurch Bündel von schlanken, spindelförmigen Microgameten entstehen, welche von jenen zwar auch noch geißeltragenden und mit Augenflecken versehenen, aber verhältnismäßig

großen und plumpen Macrogameten recht verschieden sind (Fig. 16). Bei *Volvox* erstreckt sich dies noch weiter, indem bei ihm die Macrogameten zu großen, geißellosen Zellen, wirklichen »Eiern« werden, während die (in der Kolonie wie bei *Eudorina* ihrer Entstehung entsprechend) in Bündel angeordneten Microgameten als schlanke, spindelförmige Geißelschwärmer spermatozoidenähnlich sind (Fig. 17).

Eine derartige Differenzierung in unbewegliche, plumpe, mehr oder weniger mit Nährstoffen angefüllte Macrogameten und geißeltragende, spermatozoide Microgameten kommt nun bei den Sporozoen zu besonders deutlicher Ausprägung; es braucht nur an die Gregarinen, vor allem aber an die Coccidien und Hämosporiden erinnert zu werden (Fig. 18). Hier ist auch rein äußerlich in der Ausgestaltung der Fortpflanzungszellen eine recht weitgehende Übereinstimmung mit den bei den Metazoen obwaltenden Verhältnissen erreicht. Die Befruchtungsvorgänge und die mit ihnen zusammenhängenden Erscheinungen, wie wir sie bei den Metazoen und in einer damit ziemlich übereinstimmenden Weise bei den Protozoen finden, lassen sich also mit deren ungeschlechtlicher Fortpflanzung in Verbindung bringen und dürften schließlich auf sie zurückzuführen sein.

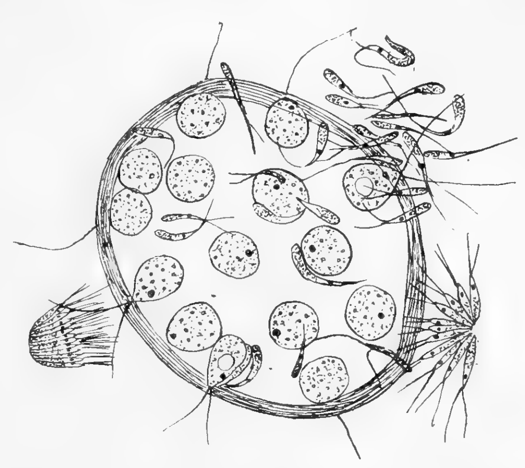


Fig. 16.
Weibliche Kolonie von *Eudorina elegans*. An den Geißeln eines Individuums hat sich ein noch vollständiges Bündel von Microgameten verfangen, ein anderes in Auflösung begriffen, ein drittes bereits aufgelöst; im Innern eingedrungene und kopulierende Microgameten (nach GÖBEL).

12. Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Lebensweise der Tiere.

Wiederholt mußte in den vorstehenden Betrachtungen die Frage aufgeworfen werden, in welchen Beziehungen die verschiedenen Formen der Fortpflanzung zu den Lebensverhältnissen der betreffenden Tiere stehen und sie drängt sich, bei den Einzelligen wie bei den Mehrzelligen, immer wieder von neuem auf. Bei gewissen Arten der Fortpflanzung ist die Frage leicht zu beantworten. Dies gilt besonders für die Bildung solcher Fortpflanzungskörper, welche dazu dienen, irgendwelche un-

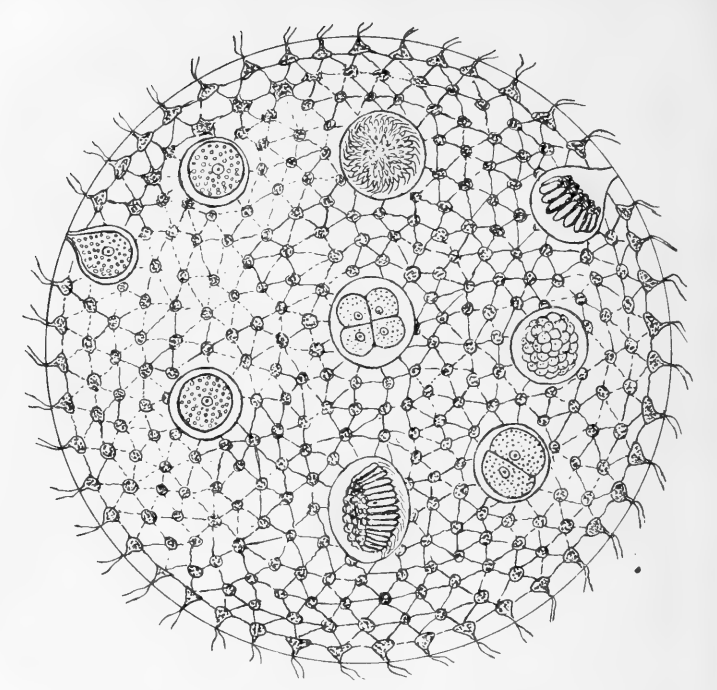


Fig. 17.
Hermaphroditische Kolonie von *Volvox globator*, links drei Macrogameten (Eizellen), rechts Teilungsstadien der die Microgameten liefernden (männlichen) Zellen und Bündel von Microgameten (Spermatozoiden) in verschiedenen Ausbildungszuständen, sowie reife Spermatozoidenbündel (nach STEIN und BÜTSCHLI).

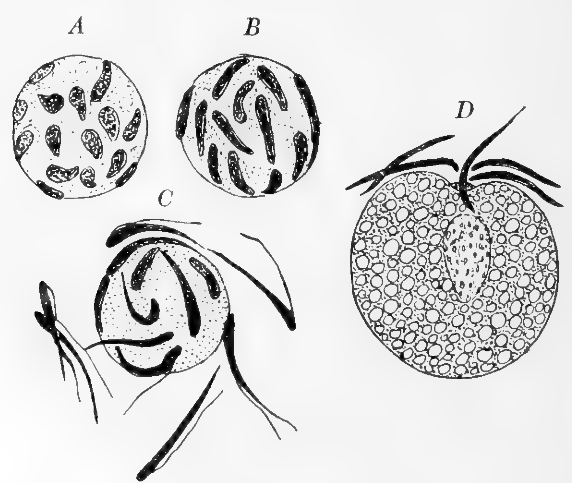


Fig. 18.
Ausbildung der Microgameten (*A*—*G*) und Conjugation mit den Macrogameten (Befruchtung *D*) von *Coccidium Schubergi* nach SCHAUDINN.

günstige Lebensverhältnisse zu überstehen. In ihrer Entstehung und Bedeutung schwer zu beurteilende Teile des Körpers, die zumeist anfangs aus wenigen, später aus vielen Zellen bestehen, sondern sich am oder im Körper von dessen übrigen Geweben ab und umgeben sich gewöhnlich mit einer, oft sehr festen und kompliziert gebauten, schützenden Hülle, um in diesem Zustand längere Zeit ziemlich unverändert zu verbringen und die für die betreffende Tierart ungeeigneten Lebensverhältnisse zu überdauern, bis wieder eintretende günstigere Umstände die Weiterentwicklung des Zellinhalts und sein Hervordringen aus der von ihm gesprengten Hülle zur Ausbildung eines neuen Individuums gestatten. Dies trifft im allgemeinen für die Dauer- und Winterknospen (Hibernacula) der Ascidien und Bryozoen, für die Statoblasten der letzteren, die Podocyten der Scyphomedusen und die Gemmulae der Spongien zu. Hier liegen also die Verhältnisse sehr einfach, wenigstens was die biologische Bedeutung anbelangt; es sind Dauerzustände, durch eine besondere Art Knospung unter der Einwirkung äußerer Lebensverhältnisse entstanden und dazu bestimmt, die Erhaltung der Art zu sichern, wenn diese durch den Eintritt schädlicher Umstände gefährdet ist und die gewöhnlichen Fortpflanzungsarten (auf ungeschlechtlichem und geschlechtlichem Wege) anscheinend nicht ausreichen.

Das zeitweise Umgeben mit einer Schutzhülle ist bei ausgebildeten Tieren oder Entwicklungszuständen keine seltene Erscheinung und kann außer dem Schutz noch andern Zwecken, z. B. bei Parasiten der Übertragung in das nächste Wirtstier dienen, es sei nur an die Cercarien der Trematoden oder an die jungen Trichinen und andre Nematoden erinnert. Mit der eigentlichen Fortpflanzung pflegen diese Einkapselungen allerdings weniger zu tun zu haben, doch kann auch dies, freilich in etwas anderm als dem hier behandelten Sinn der Fall sein, indem sich ein Fortpflanzungsakt der Encystierung anschließt. Letzteres geschieht nach Mrázeks Darstellung bei einem der Gattung *Claparedeilla* angehörigen limicolen Oligochäten, der sich zum Schutz gegen Austrocknen einzukapseln pflegt, um innerhalb der Cyste regelmäßig in Teilung überzugehen, so daß sich dann mehrere Würmer in der Cystenhülle finden.

Dieses letztere Verhalten erinnert an dasjenige mancher Protozoen, besonders holotricher Infusorien, wie *Ophryoglena, Leucophrys, Colpoda, Ichthyophthirius* u. a., bei denen sich ein Individuum encystiert, um innerhalb der Cyste in eine Anzahl Teilstücke zu zerfallen. Die Zahl der Teilstücke ist bei den erstgenannten Infusorien weniger

groß (4—8, 16 und 32), während sie bei *Ichthyophthirius* bis zu 256 und 512 ansteigt (Fig. 19, Bütschli, Neresheimer, Buschkiel).

Die Vermehrung wird bei den genannten und andern Infusorien in den Schutz einer Einrichtung gestellt, die sonst andern Zwecken, besonders dem besseren Überdauern unter ungünstigen äußeren Verhältnissen dient. Innerhalb der schützenden Hülle kann die Fortpflanzung offenbar ungestörter vor sich gehen und führt unter Umständen (so bei *Ichthyophthirius*) durch sehr schnelles Aufeinanderfolgen der einzelnen Teilungsakte zu starker Verkleinerung der Teilprodukte und damit zu einer Art multipler Teilung (Fig. 19), wie sie in dieser

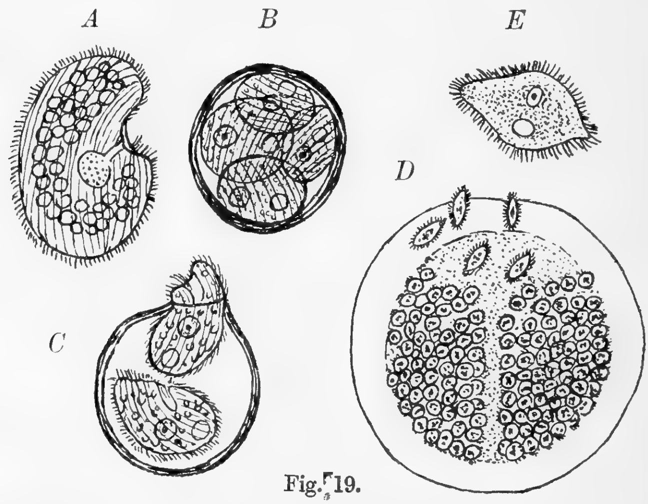


Fig. 19.

A—C Colpoda cucullus, *B* Cyste mit 4 Teilsprößlingen, *C* Cyste mit 2 Teilsprößlingen, von denen der eine gerade ausschlüpft. *D* Cyste von *Ichthyophthirius* mit zahlreichen Teilsprößlingen, von denen einige im Ausschlüpfen begriffen sind, *E* einer dieser Sprößlinge stärker vergrößert, nach Bütschli.

Form bei einem freilebenden Infusor wohl kaum durchführbar wäre. Allerdings handelt es sich um einen Parasiten, der jedoch die Haut des von ihm befallenen Fisches verläßt und zu Boden fällt, um hier die Cyste auszuscheiden, in welcher dann der Zerfall in die Menge kleiner Sprößlinge erfolgt. Die Höhlung der Fischhaut, worin das Infusor zu liegen pflegt, scheint hierfür noch nicht zu genügen und nicht den rechten Schutz zu bieten.

Encystierung mit nachfolgender Teilung des Cysteninhalts ist auch sonst recht verbreitet bei den Protozoen, denn man findet diese Einrichtung außer bei den Ciliaten nicht nur bei den Flagellaten und Sporozoen, sondern auch bei den Rhizopoden. Die Encystierung der

Amöben und ihr Zerfall in eine geringere oder größere Zahl von Teilstücken (multiple Teilung) ist bei parasitischen und freilebenden Arten eine bekannte Erscheinung. Ähnliches gilt für die Heliozoen, sowie für die Foraminiferen und Radiolarien, wenn auch bei ihnen Schale und Centralkapsel abweichende Verhältnisse mit sich bringen und die Ruhezustände in etwas anderm Licht erscheinen lassen.

Wie die ausgebildeten Tiere einen Ruhezustand zu erlangen suchen und sich mit einer Hülle umgeben, um unter deren Schutz zur Fortpflanzung zu schreiten, so tritt ähnliches auch auf gewissen Entwicklungszuständen ein, wobei gewöhnlich das Erlangen besserer Verbreitungsmöglichkeiten in Betracht kommt. Dafür bieten die verschiedenen Abteilungen der Sporozoen (Gregarinen, Coccidien, Cnidosporidien) die besten Beispiele.

Bei den Gregarinen wiederholt sich sogar die Einkapselung, indem nach dem Zusammenlegen der beiden Tiere eine Cystenhülle um sie gebildet wird und dann nach dem Zerfall in die beiderlei Gameten und deren Vereinigung die Zygote ebenfalls eine Hülle um sich ausscheidet (Bildung der »Pseudonavicelle«), worin die Teilung in die Sporozoiten und deren weitere Ausgestaltung vor sich geht. Diese Fortpflanzungskörper der Gregarinen sind somit doppelt geschützt, indem sie in den Pseudonavicellen und diese innerhalb der ganzen Pseudonavicellencyste liegen. Aber auch wenn sie durch deren Platzen oder durch besondere Sporoducte aus der Cyste entfernt werden, gewährt ihnen ihre eigene Hülle noch genügenden Schutz, damit sie unter weniger günstigen Verhältnissen bis zur Übertragung in ein neues Wirtstier im Freien überdauern können.

Ebenfalls unter dem Schutz einer von der Zygote ausgeschiedenen Hülle erfolgt bei den Coccidien die Teilung in die »Sporoblasten«, um welche abermals eine Hülle gebildet wird, worin dann ähnlich wie in der Pseudonavicelle der Gregarinen die Teilung in die Sporozoiten geschieht. Diese von ihren offenbar recht widerstandsfähigen Hüllen umgebenen Fortpflanzungskörper sind es, die nach außen gelangen, um in ein neues Wirtstier übertragen zu werden. Dazu bedarf es aber einer gewissen Zeit, da die encystierte Zygote als solche aus dem Wirtstier entfernt zu werden pflegt und die weiteren Entwicklungsvorgänge sich im Freien abspielen. Hierfür ist also ein möglichst guter Schutz erforderlich, denn es scheint, daß die Entwicklung im Freien sich unter ungünstigen Verhältnissen Wochen und Monate hinziehen kann. Die Fortpflanzungskörper mancher Coccidien (z. B. die von *Eimeria Stiedae*) halten dies aus, ohne die Lebensfähigkeit und Infektionskraft zu ver-

lieren, auch wenn sie anscheinend recht ungeeigneten Zuständen (niederen Temperaturen, starker zum Verschimmeln der Umgebung führenden Feuchtigkeit oder aber großer Trockenheit) ausgesetzt waren. Die doppelte Umhüllung muß jedenfalls sehr wirksam und dem Ablauf der darin sich vollziehenden Teilungen höchst förderlich sein.

Außer den schützenden Hüllen kommen noch andre zu den Lebensverhältnissen in direkter Beziehung stehende Einrichtungen an den Fortpflanzungskörpern zur Ausbildung, wie dies bei den Cnidosporidien besonders deutlich hervortritt. Auch ihre Sporenkörper stellen eine Art von Cyste dar, welche durch den Besitz der beiden vor deren Amöboidkeim gelegenen Polkapseln ausgezeichnet sind (Fig. 20). Die darin

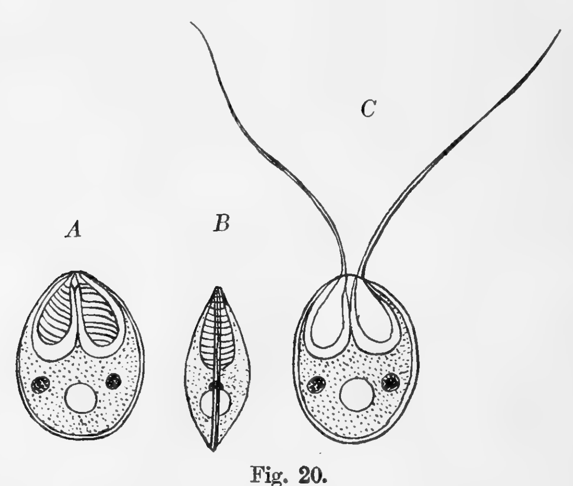


Fig. 20.

Sporen von *Myxobolus* von der Fläche (*A* und *C*) und von der Kante gesehen (*B*); vorn die Polkapseln mit aufgerollten (*A* und *B*) und ausgestülpten Fäden (*C*), dahinter der Amöboidkeim mit 2 Kernen und einer Vacuole.

spiralig aufgerollten Fäden werden, wenn die »Spore« in den Darmkanal eines neuen Wirtstieres gelangt, unter dem Einfluß der Darmsäfte ausgeschleudert, dringen in die Darmzellen ein und bewirken die Befestigung der Spore. Sodann platzt die Sporenhülle und gestattet dadurch dem Amöboidkeim den Austritt, worauf nach seinem Eindringen in die Darmwand die Entwicklung des Myxosporidiums eingeleitet wird.

Aus den gewählten Beispielen ergibt sich bereits, daß die Einrichtung des Einkapselns ausgebildeter, zur Fortpflanzung übergehender Tiere oder einzelner Fortpflanzungszustände für Parasiten beim Verlassen des Wirtstiers oder zum Wiedereintritt in den Wirtskörper besonders vorteilhaft sein muß. Nicht nur kann die Teilung und die Aus-

bildung der Teilprodukte unter dem Schutz der Hülle ungestörter vor sich gehen, sondern auch der Weitertransport erscheint gesicherter und mit geringerer Gefährdung verbunden, als wenn die betreffenden Fortpflanzungskörper hüllenlos wären. Allerdings ist dem Tier in diesem Zustand die Bewegungsfreiheit gänzlich genommen und seine Weiterbeförderung geschieht nur passiv, aber nichtsdestoweniger zeigt das Ergebnis, wie das angestrebte Ziel in genügender Weise erreicht wird.

Wenn erst mehr auf die Beziehungen der verschiedenen Fortpflanzungsarten zu den Lebensverhältnissen der betreffenden Tiere geachtet wird, werden sich deren gewiß noch viele finden, welche auf diese Weise am besten zu verstehen sind.

Lehrreiche Beispiele für das Fortschreiten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unter dem Schutz geeigneter Vorrichtungen bieten, um zunächst bei den Protozoen zu verweilen, die Kolonien bildenden Arten der Rhizopoden, Flagellaten und Ciliaten. Die zumeist in größerer Zahl aufeinander folgenden Teilungen führen hier nicht zu einer Trennung der neu gebildeten Individuen, sondern diese bleiben in kleineren oder größeren Gruppen vereinigt. Häufig sind sie dann von einer Hülle umgeben, die sich jedoch von dem vorher besprochenen Verhalten dadurch unterscheidet, daß sie ihnen und zwar bei Vertretern aller drei obengenannten Abteilungen der Einzelligen, die Benützung ihrer Locomotionsorgane (Pseudopodien, Geißeln und Cilien) zur Fortbewegung der ganzen Kolonie gestattet, um sie dahin zu bringen, wo sie geeignete Ernährungsverhältnisse oder sonstige günstige Bedingungen finden. Erweist es sich als notwendig, so wird davon allerdings abgesehen und die ebenfalls auf dem Wege der Teilung oder durch Knospung zustande gekommene Kolonie wird auf geeignete Weise am Grunde verankert.

Jedenfalls wäre es denkbar, daß bei den durch eine rasche Beweglichkeit ausgezeichneten Flagellaten die Koloniebildung auf solche Weise zustande kam, zumal die Geißeln dieser Einzelligen auch für die ganze, ungefähr kugelförmige Kolonie noch geeignete Locomotionsorgane darstellen. Wenn die Kolonie zu umfangreich oder aus irgend einem Grunde weniger leicht beweglich wurde, fand sie gewiß an freischwebenden Pflanzenteilen oder dergleichen aufgehängt, noch geeignete Lebensbedingungen. Ganz sicher aber und wohl mehr als auf diese Weise kam es selbst bei den sehr beweglichen Flagellaten und Ciliaten dadurch zur Koloniebildung, daß sich die Tiere zeitweise mit dem Hinterende festsetzten und die durch Teilung entstandenen Individuen miteinander vereinigt blieben. Dadurch entstanden dann die Stöckchen, wie sie

bei den Peritrichen, Suctorien und Flagellaten nicht selten sind und die dort, wo sie günstige Nahrungsverhältnisse vorfinden und nicht allzu starken Angriffen ausgesetzt sind, auf das beste gedeihen, um in der Erzeugung immer neuer Individuen auf ungeschlechtlichem Wege fortzufahren. Nicht selten sieht man sie als Raumparasiten auf allen möglichen andern Tieren sitzen, die sich ihrerseits frei bewegen und dadurch auch anscheinend ihren Gästen günstigere Bedingungen schaffen.

Festsitzende Kolonien zeigen auch bei den Protozoen die Neigung, sich recht weit auszubreiten, und so sieht man sie bei den Flagellaten und besonders bei den Ciliaten seitliche Verzweigungen und lange Stiele bilden, wodurch die mehr oder weniger verästelten Stöckchen der Spongo- und Dendromonadinen (Fig. 21), Peritrichen und Suctorien zustande kommen. Für den Nahrungserwerb wird es diesen sessilen Kolonien gewiß günstiger sein, die einzelnen Individuen etwas weiter entfernt voneinander anzubringen und ihnen innerhalb des Koloniebereichs nach Möglichkeit einen weiteren Spielraum zu lassen. Anderseits macht sich bei den freibleibenden oder wieder freiwerdenden Kolonien in dem Bestreben, die freie Beweglichkeit zu erhalten und nach Möglichkeit zu fördern, eine stärkere Konzentration der ganzen Kolonie geltend, die sich naturgemäß in einem Zusammendrängen der Individuen äußern muß. Dafür bietet im Gegensatz zu den verzweigten Stöckchen der Vorticelliden die kugelförmige Kolonie des *Ophrydium*

Fig. 21.
A und *B* junge Stöckchen, *C* ältere Kolonie von *Dendromonas virgaria*, *D* Stöckchen von *Codonocladium umbellatum* nach STEIN.

(Fig. 22) ein gutes Beispiel oder unter den Flagellaten der *Volvox* (Fig. 17) gegenüber den auf langen Stielen sitzenden oder stark verzweigten Kolonien der Spongo- oder Dendromonadinen (Fig. 21). Infolge der freien Beweglichkeit der ganzen Kolonie leben auch die einander stark genäherten Individuen unter Verhältnissen, in welchen

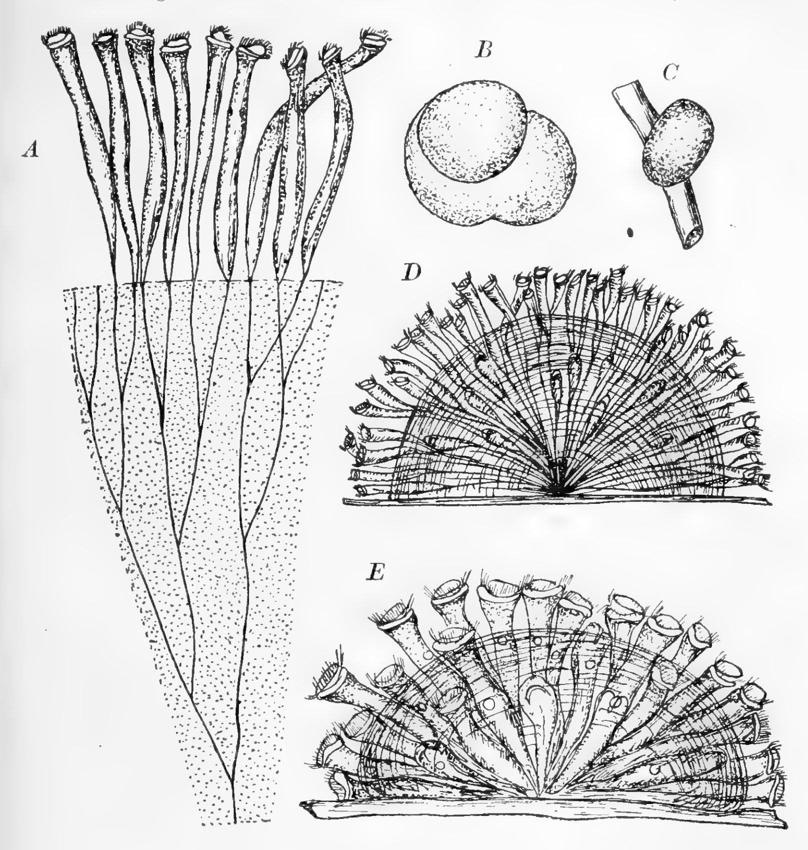


Fig. 22.

A—C Ophrydium versatile. *A* ein Stück der Kolonie, stärker vergrößert, *B* die ganze Kolonie in $^4/_5$ natürlicher Größe, *C* ebenso, an einem Pflanzenstengel angeheftet. *D Ophrydium Eichhorni,* festsitzende Kolonie, *E Ophrydium sessile,* auf einer Unterlage festsitzend (nach SAVILLE KENT).

ihnen Nahrungserwerb, Atmung und die sonstigen Bedürfnisse gewährleistet sind.

Inwieweit die freischwimmenden Protozoenkolonien diese Lebensweise als ursprüngliche beibehalten oder nach vorherigem Festsitzen wieder erlangt haben, wird sich in den einzelnen Fällen kaum entscheiden lassen, daß sie aber zum mindesten teilweise von festsitzenden Formen

herstammen, ist nicht zu bezweifeln. Bei einigen liegt diese Herleitung auf der Hand, so bei *Ophrydium versatile*, dessen Individuen wie bei andern peritrichen Infusorien auf stark verzweigten Stielen sitzend über die Oberfläche der durch eine mächtige Gallertmasse zusammengehaltenen Kolonie hervorragen (Fig. 22). So werden diese kugelförmigen oder unregelmäßig geformten, höchst umfangreichen Kolonien herumgetrieben, sitzen aber auch gelegentlich an Pflanzenteilen fest (Fig. 22 *B* und *C*), während die halbkugelförmigen Kolonien andrer Ophrydien (*O. Eichhorni* und *O. sessile*, Fig. 22 *D* und *E*) wie die Stöcke verwandter Peritrichen noch auf das Festsitzen eingerichtet sind. Hier liegt also die Erlangung der freien Lebensweise seitens der Kolonie klar zutage, wie übrigens gelegentlich auch die Stöckchen andrer Peritrichen, z. B. die stark verzweigten Kolonien von *Zoothamnium* von der Unterlage abgelöst in anscheinend selbständiger Bewegung frei schwimmend angetroffen werden. — Ganz ähnliche Verhältnisse des Übergangs zur festsitzenden Lebensweise und Koloniebildung auf ungeschlechtlichem Wege mit nachheriger Wiederannahme freier Beweglichkeit kommen auch bei den Metazoen vor und sollen weiter unten (S. 449) noch Berücksichtigung finden.

Bei der Koloniebildung der Protozoen handelt es sich um die Beeinflussung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung in bestimmten Richtungen, wie sie durch die Lebensverhältnisse gegeben und verhältnismäßig leicht zu beurteilen sind. Die durch Teilung auseinander hervorgegangenen Individuen bleiben infolge der nicht völlig durchgeführten Trennung in dauerndem organischen Zusammenhang oder durch irgendwie abgeschiedene Substanzen in einer mehr losen Vereinigung. Jedenfalls ordnen sich die einzelnen Individuen in größerer oder geringerer Entfernung nebeneinander an.

Wenn die neuen Individuen als kleine rundliche Vorsprünge am Mutterkörper gebildet werden, wie es bei den Suctorien geschieht, so ist es ein Knospungsprozeß, der zur Koloniebildung führt. Als solche Knospen entstehen auch bei den einzeln lebenden Suctorien die Sprößlinge, die sich dann vom Muttertier ablösen (Fig. 23 *A* und *B*) und nachdem sie die ihnen zukommende Bewimperung verloren, sowie Saugfüßchen ausgebildet haben, zu echten Suctorien werden. Hierbei ist nun von besonderem Interesse, daß es außer dieser äußeren noch eine innere Knospung gibt. Sie besteht darin, daß in einer durch Einstülpung von außen her entstandenen Höhlung des Körpers ein ebenfalls bewimperter Sprößling gebildet wird, der dann durch die Einstülpungsöffnung nach außen hervortritt (Fig. 23 *C*—*E*) und sich im übrigen so verhält, wie

jene äußeren Sprößlinge, die ebenfalls bewimpert sein können. Wie die äußere Knospung auf einen Teilungsvorgang, so ist die innere jedenfalls auf die äußere Knospung zurückzuführen, wie dies schon aus Bütschlis und R. Hertwigs älteren Darstellungen (1876) zu entnehmen ist. Unter dem Einfluß veränderter Lebensbedingungen wurden die sich bildenden Knospen allmählich etwas in die Tiefe versenkt und schließlich ganz ins Innere verlagert, wo ihre Ausbildung gewiß ungestörter verlaufen kann. Dementsprechend ist auch die Verlagerung nach innen bei den einzelnen Formen keine gleich ausgeprägte, was

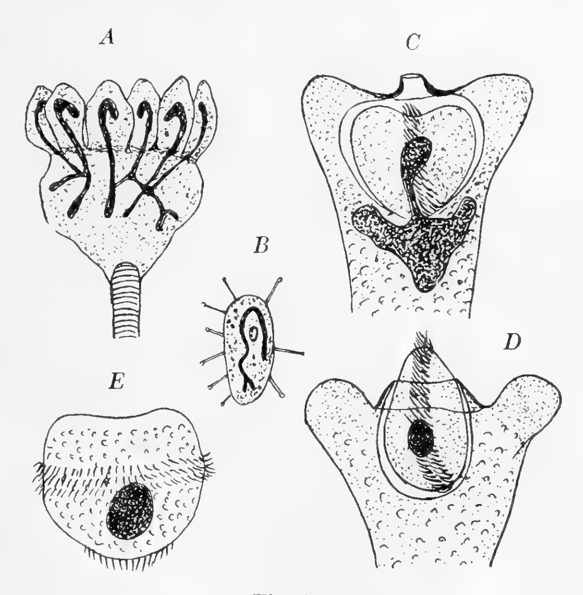


Fig. 23.

A Äußere Knospung von *Euphelota (Podophrya) gemmipara* nach R. Hertwig, *B* Sprößlinge davon mit Saugfüßchen, *C—D* innere Kospung und *E* freigewordener, wimpernder Sprößling von *Tocophrya quadripartita*, hinter der Einstülpungs- und Ausgangsöffnung der Sprößlinge, in welchen sich ein Fortsatz des Kernes erstreckt (*C*) nach Bütschli.

sich z. B. darin äußert, daß (bei *Dendrocometes*) die Knospe schon ziemlich früh an die Oberfläche treten kann, wenn sie von ihrer Ausbildung noch recht weit entfernt ist. Dabei verstreicht die Einstülpung und die Knospe wird nachträglich zu einer äußeren, wie sie es bei andern Suctorien von Anfang an war. Welchen Einfluß die wechselnden Lebensbedingungen auf diese Verhältnisse haben, dürfte daraus zu entnehmen sein, daß bei den Suctorien unter Umständen, so z. B. wenn dem auf den Kiemenblättchen des Gammarus sitzenden *Dendrocometes* infolge der eintretenden Häutung des Krebses der Untergang droht, durch

Einziehen der Tentakel, Abrunden des Körpers und Loslösen von der Unterlage, sowie Ausbildung einer Bewimperung der Übertritt auf die Kiemenblättchen des gehäuteten oder eines andern Wirtstiers ermöglicht wurde. Dieses Verhalten erinnert an dasjenige der für gewöhnlich ebenfalls an die Unterlage gefesselten Vorticelliden, deren einzelne Individuen in der Lage sind, den ihnen früher zukommenden unteren Wimperkranz wieder zu entwickeln, um sich von ihrem Stiel loszulösen und frei schwimmend einen andern Wohnort aufzusuchen.

Die Ablösung vom Stiel kommt bei den Vorticelliden noch in andrer Verbindung vor, nämlich beim Auftreten der geschlechtlichen Fortpflanzung, von der schon vorher (S. 425) kurz die Rede war. Die Microconjuganten lösen sich ab und erlangen mit der Ausbildung des unteren Wimperkranzes freie Beweglichkeit zum Aufsuchen des Macroconjuganten. Die kleinen als Microconjuganten zu bezeichnenden Individuen entstehen durch rasch aufeinander folgende Teilungen, bei denen der Ausgleich des Größenunterschiedes durch Wachstum unterbleibt; sie sind auch durch Modifikation des Peristomfeldes von den übrigen Individuen unterschieden, während dies für die Macroconjuganten, mit denen sie später verschmelzen, nicht zutrifft. Man erkennt also auch hier eine direkte Beeinflussung der Fortpflanzungszustände durch die Lebensverhältnisse, wie dies für den Wechsel zwischen Monogonie und Amphigonie im allgemeinen für die Protozoen gilt. Inwiefern sie für das Auftreten und die Ausbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung in Betracht kommt, kann freilich hier nicht näher untersucht werden, doch unterliegt es keinem Zweifel, daß sie eine wichtige Rolle dabei spielt.

Von den Fortpflanzungskörpern ausgehend, welche in verschiedenen Metazoengruppen die Einflußnahme bestimmter Lebensverhältnisse auf die Art der Fortpflanzung in besonders deutlicher Weise erkennen lassen, kamen wir auf ähnliche Verhältnisse bei den Protozoen zu sprechen und stellten fest, daß auch bei ihnen eine Beeinflussung der Fortpflanzung durch die wechselnden Lebensumstände unschwer zu erkennen ist. Besonders ist es der Übergang zur festsitzenden und parasitischen Lebensweise, welcher zur Abänderung der vorhandenen oder Einführung neuer Fortpflanzungsarten nötigt. Darauf wurde schon vorher bei Behandlung andrer auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Metazoen bezüglichen Punkte mehrfach hingewiesen.

Von dem Parasitismus bei Metazoen und seinem Einfluß auf die Fortpflanzungsweise kann hier nur einiges Charakteteristische heraus-

gehoben werden. So bieten von den niederstehenden Metazoen (Cölenteraten) das *Polypodium* und die Cuninen recht lehrreiche Beispiele. Die Fähigkeit zur Knospenbildung ist zwar sowohl bei den Polypen wie bei den Medusen vorhanden, nimmt aber bei dem genannten, unter sehr eigenartigen Verhältnissen, nämlich in den Eiern des Sterlets lebenden Polypen eine recht eigentümliche Form an, indem die Planula zu einem umfangreichen Schlauch auswächst, an welchem den beschränkten Raumverhältnissen entsprechend die Polypen in einer vom gewöhnlichen Verlauf der Knospung stark abweichenden Weise gebildet werden. Ähnliches gilt für die in andern Medusen schmarotzenden Narcomedusen, bei welchen die Larve ebenfalls schlauchförmig auswächst und, ehe sie sich noch zur Meduse umwandeln kann, an diesem »Stolo« in zum Teil höchst eigenartiger Weise zahlreiche Medusenknospen hervorbringt.

In den angeführten beiden Fällen, die sich noch vermehren ließen, liegt die Einwirkung der parasitischen Lebensweise auf der Hand, ebenso wie dies für die Würmer eine bekannte Tatsache ist. Wenn sonst freilebende Plathelminthen ausnahmsweise zum Parasitismus übergehen, so treten an ihrem Körper dafür geeignete Um- und Rückbildungen auf, z. B. bringt das dendrocöle Turbellar *Bdelloura* für seinen Aufenthalt am Körper des Limulus am Hinterende einen großen Saugnapf zur Ausbildung oder die Rhabdocölide *Fecampia* verliert infolge ihres entoparasitischen Lebens (in der Leibeshöhle von Krabben) Mund- und Darmkanal. Das sind Beeinflussungen der Körperorganisation, die bei den Trematoden noch weit größeren Umfang annehmen und bei den Cestoden ihren Höhepunkt erreichen. Zieht man diese sehr beträchtlichen Veränderungen der Körperorganisation durch die parasitische Lebensweise in Betracht, so ist es begreiflich, daß auch die Art der Fortpflanzung dadurch mit betroffen wird. Die Trematoden kommen allerdings hier insofern weniger in Frage, als es sich bei ihnen augenscheinlich nur um die Überführung rein geschlechtlicher in parthenogenetische Fortpflanzung, also um eine Modifikation der ersteren handelt (vgl. oben S. 397). Darüber, daß dies eine Folge des parasitischen Lebens ist, kann nach den außerordentlich weitgehenden Veränderungen in der Organisation der Geschlechtstiere in den aufeinander folgenden Generationen kein Zweifel obwalten. Dabei braucht noch nicht einmal an die geradezu ausschweifende Form der Keimschläuche eines *Leucochloridium paradoxum* (*Distomum macrostomum*) gedacht zu werden, die von der ursprünglich runden Form zur Bildung von Ausläufern übergehen, um allmählich starke Verzweigungen zu bilden und

sich durch einen erheblichen Teil des Körpers ihres Wirtstiers (*Succinea*) zu erstrecken (Fig. 24 *B*).

Die verschiedentlich angegebene Tatsache, daß die Sporocysten der Trematoden sich durch Teilung vermehren können, wird durch solche Ausläufer bildende Formen wie das *Leucochloridium* oder andre sich zwar weniger stark verzweigende, aber lang gestreckte, aus dünnen Gewebssträngen mit knotigen Anschwellungen bestehende Keimschläuche (Sporocyste von *Distomum clavigerum*, Fig. 24 *A*) recht wahrscheinlich. Daß derartige Gestaltsveränderungen zur Abschnürung von Teilstücken führen könnte, liegt sehr nahe, doch wird die Durchschnürung der Keimschläuche zur Bildung selbständiger Teilstücke auch von gewöhnlichen schlauchförmigen Sporocysten angegeben. Man wird kaum darüber im Zweifel sein, in dem auffallenden Verhalten dieser Keimschläuche eine Folge ihrer parasitischen Lebensweise und der durch sie herbeigeführten starken Vereinfachung der Organisation zu sehen. Die fertig ausgebildeten Trematoden, d. h. die zweigeschlechtigen Tiere, vermehren sich niemals auf ungeschlechtlichem Wege, dagegen kommt diese Fähigkeit bekanntermaßen den Turbellarien zu, so daß ihr Wiederauftreten in der Jugendperiode der Trematoden daraus immerhin erklärlich wäre.

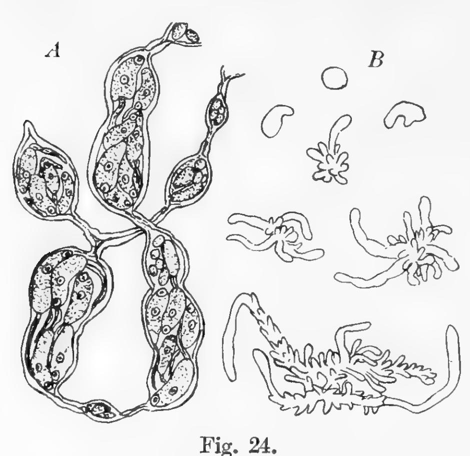


Fig. 24.
A Ein Stück des Keimschlauchs (Sporocyste) von *Distomum clavigerum*, *B* einige Ausbildungszustände des *Leucochloridium* von der runden Sporocyste bis zu der stark verzweigten Form (nach LEUCKART und HAECKER).

Den noch weit höher differenzierten Cestoden ist die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung keinesfalls abzusprechen, wenn sie auch bei ihnen allerdings nur in recht beschränktem Umfang auftritt. Die Verhältnisse liegen bei ihnen so, daß offenbar nur ein durch die Lebensweise der Jugendformen hervorgerufener Wiedererwerb dieser bis dahin zurückgetretenen Eigenschaft in Frage kommt. Die Cysticercen erlangen die Fähigkeit, nicht nur einen, sondern auf ganz dieselbe Weise einen zweiten und noch mehrere oder sogar viele Scoleces auszubilden. Da jeder dieser Scoleces später einen geschlechtsreifen Bandwurm, d. h. ein selbständiges Individuum liefern kann, so ist an ihrer Entstehung durch eine Art

Knospungsprozeß und also am Vorhandensein eines echten Generationswechsels bei den betreffenden Cestoden nicht zu zweifeln, wenn auch die völlige Übereinstimmung in der Entstehung der zahlreichen am Cysticercus auftretenden Scoleces mit dem einen der Metamorphose des Bandwurms angehörenden Scolex von jeher gewisse Bedenken erregte. Insofern ist die mit der Bildung neuer Scoleces verbundene Teilung des Blasenwurms (Fig. 25 *B*) oder die Abschnürung knospenartig gebildeter Blasen vom *Cysticercus* (Fig. 25 *A*) noch überzeugender, wie man sie von einer Anzahl Bandwürmer kennt (*Cysticercus longicollis, C. pisiformis, C. botryoides* u. a.). Ob die Tochterblasen dabei nach außen oder innen an der Wand der Mutterblase gebildet werden, wie dies von *Taenia echinococcus* und *T. coeneurus* bekannt ist, macht keinen grundlegenden Unterschied. Die Hauptsache ist, daß in den Blasen neue Scoleces entstehen, deren Zahl bei einigen von ihnen eine recht große werden und bei den genannten Cestoden in die Hunderte (Tausende und mehr beim *Echinococcus*) gehen kann.

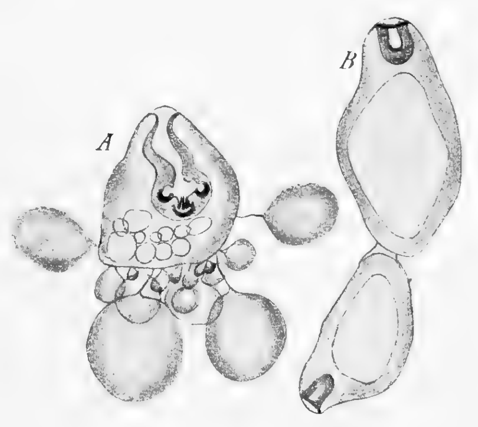


Fig. 25.
Cysticercus longicollis von *Taenia crassiceps*. *A* mit einer, *B* mit zahlreichen größeren und kleineren Anhangsblasen, in denen später Scoleces zur Ausbildung kommen, deren Anlage in den beiden Blasen von *B* vorhanden ist (nach Bott).

Die große Schwierigkeit in der Erlangung des geschlechtsreifen Zustandes wie des endgültigen Wohnortes machte in diesen Fällen offenbar die Vermehrung auf einem früheren Entwicklungszustand wünschenswert und führte zur Annahme der ungeschlechtlichen Fortpflanzung seitens des Blasenwurms. Dieser erlangte dann einen solchen außerordentlichen Umfang, nachdem für die in recht bedrängten Raumverhältnissen innerhalb der Organe des Wirtstieres lebende Finne die Möglichkeit der Ausbildung von Tochterblasen und Scoleces in den Innenraum der Blase gegeben war.

Die Einwirkung der Lebensverhältnisse des Parasiten auf die ganze Entwicklungs- und Fortpflanzungsweise liegt also bei den Cestoden besonders klar zutage und sie wird noch deutlicher, wenn man die hier allerdings nicht zu behandelnden morphologischen Abänderungen in

Betracht zieht, wie sie in der Ausbildung des *Cysticercus* gegeben und der Sporocystengeneration der Trematoden nicht unähnlich sind. Der letztere Vergleich liegt abgesehen von der nahen Verwandtschaft beider Gruppen insofern nahe, als für die Ausbildung jener höchst einfach gestalteten Keimschläuche ebenfalls die durch Raummangel beengte Lage in Geweben und Organen von andern Tieren in Betracht kommt. Dabei ist es von großem Interesse zu sehen, wie verschiedenartig bei diesen im System so wenig voneinander entfernten Gruppen die Fortpflanzung beeinflußt wird, indem es bei den einen zu einer Abänderung der ihnen eigenen geschlechtlichen Fortpflanzung, bei den andern jedoch zur Erzeugung einer größeren oder geringeren Anzahl von Individuen auf ungeschlechtlichem Wege kommt. Nach welcher Richtung die Beeinflussung eine stärkere ist, dürfte schwer zu entscheiden sein, denn wie schon bemerkt, erfolgt die Bildung der mehrfachen Scoleces ganz so wie diejenige des in der Einzahl vorhandenen, im Lauf der Metamorphose entstehenden, so daß dieser letzte Vorgang einfach eine Wiederholung erfährt und sein Zustandekommen wenigstens in dieser Hinsicht keine Besonderheit darstellt.

Der Bandwurmkörper zeigt sich so ziemlich in jeder Beziehung durch die parasitische Lebensweise beeinflußt. Dies gilt sowohl für den Scolex mit seinen Haftapparaten, wie für die Fähigkeit zur Proglottidenbildung, ferner für die Beschaffenheit der Glieder selbst, d. h. die Eigentümlichkeiten ihres Baues, das Fehlen des Darmkanals usf. Dazu gehört auch die Selbständigkeit des Genitalapparates in den einzelnen Proglottiden und ihre Fähigkeit, sich vom übrigen Körper ablösen und eine gewisse Zeit frei leben zu können. Die vielfach gemachte Annahme, daß es sich hierbei um eine tatsächliche Individualität der Glieder und somit um ihre Entstehung auf ungeschlechtlichem Wege handele, weshalb die Bandwurmkette als Tierstock und nicht als einheitliches Individuum aufzufassen sei, lag zum mindesten sehr nahe und ist ja auch bis in unsre Tage hinein immer wieder verfochten worden. Sie lag um so näher, als man die Entstehung mehrfacher Scoleces am Blasenwurm kennen lernte und für ungeschlechtliche Fortpflanzung erklären mußte, was in Verbindung damit wieder dazu veranlaßte, den ganz entsprechenden Vorgang der einfachen Scolexentwicklung am gewöhnlichen Cysticercus schließlich ebenfalls als einen Akt der ungeschlechtlichen Fortpflanzung anzusehen. Dann würde also in der Lebensgeschichte der eine Gliederkette bildenden Cestoden eine zweimalige Monogonie, die Entstehung des Scolex am Cysticercus und diejenige der Proglottiden am Scolex auftreten, mit denen dann erst

die eigentliche Geschlechtsgeneration erreicht wäre. Wenn man sich auch dieser Auffassung aus verschiedenen, der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cestoden entnommenen, hier unmöglich näher zu behandelnden Gründen nicht anschließen kann, so läßt sie doch in besonders deutlicher Weise die Beeinflussung des gesamten Entwicklungsganges durch die Lebensweise hervortreten und erkennen, wie der Schritt zur Hinüberleitung auf das Gebiet der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ohne große Schwierigkeit getan werden könnte und zum Teil bereits getan worden ist.

Durch eine Anzahl von Beispielen aus verschiedenen Abteilungen des Tierreichs sollte gezeigt werden, wie infolge der parasitischen Lebensweise die ungeschlechtliche Fortpflanzung verändert, in ihrem Auftreten modifiziert, zu neuem Hervortreten veranlaßt oder überhaupt erst hervorgerufen werden kann. Freilich muß wohl die ererbte Anlage zur Ausführung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vorhanden sein, denn wir kennen zahlreiche Parasiten aus einer Reihe andrer Abteilungen des Tierreichs, Mollusken und besonders Arthropoden, deren Organisation eine sehr starke Beeinflussung durch die schmarotzende Lebensweise verrät und bei denen trotzdem von einem Übergehen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung nicht die Rede sein kann. Es sei nur an die zu bloßen Geschlechtssäcken gewordenen Lernaen oder an die parasitischen Cirripedien (*Sacculina, Peltogaster*) und Isopoden (B o p y r i d e n und E n t o n i s c i d e n) erinnert, bei denen trotz der weitgehenden Vereinfachung der Organisation ebensowenig wie bei vielen andern parasitischen Arthropoden irgendwelcher Versuch zur Abänderung der Fortpflanzungsart gemacht wird. Übrigens geschieht dies auch nicht nach der Richtung einer Modifikation der geschlechtlichen Fortpflanzung, obwohl die Parthenogenesis sonst keine gerade seltene Erscheinung bei den Arthropoden ist und ihnen also eine Hinneigung dazu von vornherein zugeschrieben werden darf.

Ebensowenig zeigen die parasitischen Mollusken irgendwelche Abänderung der ihnen stets eigenen geschlechtlichen Fortpflanzung. Nun ist allerdings bei ihnen die schmarotzende Lebensweise überhaupt wenig verbreitet; immerhin erfahren einzelne parasitische Schnecken, wie *Entocolax* und besonders *Entoconcha* durch sie eine so weitgehende Abänderung ihrer ganzen Organisation, daß sie schließlich ebenfalls nur als bloße Geschlechtsschläuche erscheinen, in deren Beschaffenheit kaum noch etwas an die Zugehörigkeit zum Molluskenstamm erinnert und diese eigentlich nur noch durch die Entwicklungsgeschichte verraten wird. Auf die Art und Weise ihrer Fortpflanzung scheint dies alles,

soweit bekannt ist, keinerlei Einfluß auszuüben. Mollusken wie Arthropoden haben offenbar die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung gänzlich verloren, wie dies auch für die Wirbeltiere gilt, während die doch ebenfalls recht hochstehenden Tunicaten diese Fähigkeit nicht nur bewahrt, sondern sogar zu hoher Ausbildung gebracht haben und recht weitgehenden Gebrauch davon machen. Freilich dürften es bei ihnen ganz andre Ursachen sein, welche dazu führten, nämlich die mit der festsitzenden Lebensweise verbundenen Einwirkungen. Die letzteren ließen diese Art der Fortpflanzung von neuem aufleben und zu reicher Verwendung kommen, so daß sie auch dann noch eine wichtige Rolle spielte, als die festsitzende zugunsten der freischwimmenden Lebensweise aufgegeben wurde. Dabei konnte aber die Koloniebildung und somit schon deshalb die Monogonie festgehalten werden. Hiermit gelangen wir freilich auf ein andres die Art der Fortpflanzung stark beeinflussendes Gebiet, nämlich zur Annahme der festsitzenden Lebensweise.

Das ist ein für die Auffassung des Ganzen ungemein wichtiger Punkt, der deshalb im vorhergehenden schon wiederholt berührt werden mußte und von A. Lang in seiner bekannten Arbeit behandelt wurde, so daß er hier nur kurz und in einer seiner Bedeutung längst nicht entsprechenden Weise herangezogen werden soll. Festsitzende, sich durch Teilung oder Knospung vermehrende und infolgedessen zur Stockbildung neigende Formen finden wir wie in den verschiedenen Abteilungen der Protozoen (vgl. oben S. 434), bei den Poriferen, Cölenteraten, Bryozoen, Pterobranchiern und Tunicaten. Was zur Annahme dieser von vornherein wenig günstig erscheinenden Lebens- und Fortpflanzungsweise führte, war wohl in den meisten Fällen die Erlangung eines besseren Schutzes, sowie günstigerer Ernährungsverhältnisse. Wenn ein Tier an einem verhältnismäßig geschützten Ort sitzen bleiben kann, ohne daß ihm die Nahrung mangelt, diese ihm im Gegenteil reichlich zufließt, so ist es begreiflich, daß es am besten dort verharrt, bis es zur Fortpflanzung schreitet und danach trachtet, diese so zu gestalten, daß auch den Nachkommen die gleichen Vorteile zufallen. Letzteres ist am ehesten auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu erreichen, und ist die Fähigkeit dazu vorhanden, so sieht man die betreffenden Tiere alsbald diesen Weg beschreiten und unter Benützung ihres Teilungs- oder Knospungsvermögens Kolonien bilden. Für einen schließlich wieder nötig werdenden Wechsel des Aufenthaltsortes sorgen dann die geschlechtlich erzeugten freischwimmenden Larven oder einzelne Individuen des Stockes, welche sich von ihm

loslösen und den in ihnen entstehenden Geschlechtszellen oder den aus ihren Eiern hervorgehenden Larven die nötige Verbreitung schaffen. Neben sessil gewordenen und knospenden Tieren sieht man nahe Verwandte frei leben; ihnen standen offenbar andre Hilfsmittel zu Gebote, welche die Annahme der festsitzenden Lebensweise und Stockbildung unnötig machten.

Gewisse sich durch Monogonie fortpflanzende, aber keine oder doch keine eigentlichen Kolonien bildenden Tierformen leiten zu der echten Stockbildung hinüber. Wir denken dabei zunächst weniger an die größtenteils festsitzende, aber doch die Fähigkeit zur freien Ortsbewegung bewahrende *Hydra*, welche infolge der Knospenbildung vorübergehend Stöckchen erzeugt. Gewiß wird der Übergang zur Stockbildung bei diesen Tieren ein ähnlicher gewesen sein, d. h. er war wohl mit der Ausbildung des Knospungsvermögens und Erlangung eines basalen Haftapparates unter vorläufigem Bewahren der freien Beweglichkeit verbunden. — Anderseits geben dafür, wie die Fähigkeit zur Stockbildung erlangt werden kann, ohne daß diese eigentlich erreicht wird, die Anneliden ein anschauliches Beispiel. In Verbindung mit dem Regenerationsvermögen und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung kommt es bei ihnen zur Ablösung von Körperpartien oder durch Teilung entstandener neuer Individuen. Diese sind hinsichtlich ihres Bewegungsapparates weit besser ausgerüstet als die übrigen Körperstrecken, weshalb sie weiter herumschwärmen und den in ihnen enthaltenen Geschlechtsprodukten eine größere Verbreitung schaffen können. Die Euniciden, *Eunice viridis*, der samoanische Palolowurm, wie der japanische Palolo (*Ceratocephala osawai*), aber auch andre Polychäten und besonders die Syllideen bieten dafür ausgezeichnete Beispiele, zumal bei den letzteren das Teilungsvermögen in eine Art (ventro-terminaler und lateraler) Knospung übergeht (Korschelt-Heider, Entwicklungsgeschichte, Allg. Teil, S. 607—623).

Im Zusammenhang damit interessiert hier besonders die Lebensweise dieser Würmer, von denen einige unter sehr beengten Verhältnissen leben und dadurch zum Aussenden jener »Schwimmknospen« geradezu genötigt werden. So wohnt der samoanische Palolowurm in den Kanälen der Korallenblöcke, *Haplosyllis spongicola* dagegen im Kanalsystem von Schwämmen, was auch für die sich in diesem verzweigende *Syllis ramosa* gilt. Die Geschlechtsknospen werden gewöhnlich am Hinterende des Körpers, ausnahmsweise wie bei *Syllis ramosa* auch seitlich von ihm abgeschnürt. In beiden Fällen ist das Vorderende mit dem des Stammtiers gleich (also auf dessen Körper zu) ge-

richtet, woraus hervorgeht, daß diese Art der Teilung oder Knospung ähnlich wie bei der sogenannten terminalen Knospung (Teilung) der Scyphopolypen zu einer dauernden Stockbildung nicht führen kann. Nun sind aber Anneliden mit zwei Köpfen bekannt, woraus zu schließen ist, daß nicht nur eine Verzweigung des hinteren Körperendes möglich ist, sondern daß auch eine solche des Vorderendes erzielt werden könnte, in welchem Fall der wirklichen, dauernden Stockbildung nichts mehr im Wege stände. Bemerkenswert ist, daß das besonders charakteristische Verhalten der *Syllis ramosa* durch den Aufenthalt in dem verzweigten Kanalsystem von Schwämmen (Hexactinelliden) hervorgerufen wird, also durch eine Lebensweise, die zwar nicht eigentlich als parasitische zu bezeichnen ist, ihr aber jedenfalls sehr nahe kommt. Bei frei lebenden Tieren muß sich der Übergang zur Stockbildung natürlich in andrer Weise äußern.

Während bei den Spongien die Knospung zur Herstellung massiger flächenhaft ausgebreiteter oder im besten Falle wenig verzweigter Kolonien führt und diese infolge der Wasserdurchleitung in dem weit verzweigten, durch den ganzen Körper ausgebreiteten Kanalsystem den an die Ernährung der Individuen zu stellenden Anforderungen völlig genügen und ähnliches auch für die wieder in ganz andrer Weise die Wasser- und Nahrungszufuhr besorgenden Ascidienstöcke gilt, herrscht bei den festsitzenden Stöcken der Hydroidpolypen, Anthozoen, Bryozoen und Pterobranchier die entschiedene Neigung zu weitgehender Ausbreitung vor, sei es, daß diese durch Verzweigung, Aussenden von Ausläufern oder auf welche Weise immer erreicht wird. Dem Schutzbedürfnis wird dies freilich recht wenig entsprechen, denn eine derartige stark verzweigte Kolonie ist sicher weit größeren Gefahren ausgesetzt als eine andre, die sich nicht beträchtlich oder jedenfalls nicht durch frei hervorragende Teile über ihre Unterlage erhebt. Aber der Vorteil eines besseren Nahrungserwerbs überwiegt hier jedenfalls die mit der weiteren Ausbreitung der Kolonie verbundenen Nachteile, denn die reiche Verzweigung des Stockes, das Erheben über die Unterlage durch einen Stiel oder andre derartige Einrichtungen erleichtern die Ausnützung der Strömungs- und Zufuhrverhältnisse. Dem Wasserstrom wird eine möglichst große Fläche dargeboten und dadurch der Nahrungserwerb verbessert. Dies kommt dem Wachstum des Stockes zugute, die Individuenzahl vermehrt sich und mit dem Umfangreicherwerden der Kolonie können sich jene Vorteile noch verstärken.

Besonders günstig ist die in den Kolonien bestehende Einrichtung,

daß die von den Einzeltieren erworbene Nahrung nicht nur ihnen, sondern bis zu einem gewissen Grade auch den andern Individuen der Kolonie zugute kommt. Dazu ist in der Kolonie die Raumausnützung zweifellos eine weit bessere, als wenn zahlreiche Individuen derselben Art in demselben Bezirk frei nebeneinander lebten. In den meisten Fällen, zumal bei den verzweigten Stöcken, ist die Unterbringung der gleichen Anzahl frei lebender Individuen in dem Raum, welchen die Kolonie einnimmt, von vornherein unmöglich, da sie ohne die durch den Stock gewährte Stütze nicht in geeigneter Orientierung aufgestellt werden könnten und der durch die Unterlage gebotene Raum dafür längst nicht ausreichend wäre. Sind also an einer Örtlichkeit, die einigermaßen Schutz bietet, besonders günstige Ernährungsbedingungen vorhanden, so erscheint die Stockbildung sicher als eine für die Erhaltung der betreffenden Tierart recht vorteilhafte Einrichtung, welchen starken Gefahren auch im übrigen die festsitzenden gegenüber den frei schwimmenden Tieren ausgesetzt sein mögen. Eine weitgehende Anpassung an die festsitzende Lebensweise führt durch fortgesetzte Differenzierung der Individuen des Stockes zu dessen weiterem Ausbau und damit zu seinem besseren Gedeihen, wie die durch Umwandlung von Einzeltieren entstandenen Einrichtungen für Ernährung, Bewegung, Festigung, Schutz, Verteidigung und Fortpflanzung des Stockes dies deutlich erkennen lassen. Auf diese sowohl bei den niederen (Hydroiden, Siphonophoren, Anthozoen) wie höheren stockbildenden Tieren (Bryozoen, Tunicaten) vorhandenen Erscheinungen des Polymorphismus und der Arbeitsteilung soll hier nicht eingegangen, sondern nur darauf hingewiesen werden, daß auch sie die engen Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Lebensbedingungen deutlich hervortreten lassen.

Die Fähigkeit zur Stockbildung ist nun aber nicht immer mit der festsitzenden Lebensweise verbunden, sondern wir kennen freibewegliche Stöcke von Hydroidpolypen, Bryozoen und Tunicaten, ganz abgesehen davon, daß gewisse Tiere, wie die Siphonophoren und Pyrosomen, sich ausschließlich nach dieser Richtung entwickelten. Die Frage nach dem Zustandekommen der freilebenden Stöcke ist nicht immer leicht zu beantworten, wie die durch Jahrzehnte sich hinziehenden Erörterungen über die Herkunft der hoch differenzierten und in so ausgezeichneter Weise polymorphen Siphonophorenstöcke, d. h. ihre Ableitung von knospenden Medusen oder Polypen gezeigt haben. Das Vorhandensein von beiderlei Individuen (Polypen und Medusen) an ihnen, die doch wohl mangelnde Fähigkeit der Hervorbringung von Polypen durch Medusen auf dem Wege der Knospung, sowie das Auftreten frei schwim-

mender Hydroidenstöckchen (*Margelopsis* und *Pelagohydra*) dürfte den Ausschlag nach der Seite geben, daß knospende Polypen den Ausgangspunkt jener eigenartigen Organismen bildeten.

In auffallender Weise zeigen die am freischwimmenden Siphonophorenstock auftretenden Differenzierungen eine gewisse Übereinstimmung mit denjenigen am festsitzenden Hydroidenstöckchen, woraus auf eine gemeinsame phylogenetische Entwicklung beider, d. h. darauf geschlossen werden kann, daß Hydroidenstöcke als solche von ihrer festsitzenden zur freischwimmenden Lebensweise übergingen. Diese Annahme wird jedenfalls durch die beiden vorerwähnten frei schwimmenden Hydroidenstöckchen bestätigt, während die (ob primär oder sekundär?) kaum differenzierte, vorübergehend Stöckchen bildende, noch frei bewegliche, wenn auch für gewöhnlich festsitzende *Hydra* nach dieser Richtung kaum verwendbar wäre. Die größere Wahrscheinlichkeit spricht also bei den Siphonophoren wie bei den Cölenteraten überhaupt für die Entstehung auch der frei beweglichen Stöcke durch die festsitzende Lebensweise, unter deren Einfluß jene Differenzierung des Stockes hauptsächlich erzielt wird, um dann (bei den Siphonophoren) während des freien Lebens noch eine viel weitergehende Ausgestaltung zu erfahren.

Die einigen Bryozoenstöckchen eigene verhältnismäßig geringe freie Beweglichkeit wird man ohne Bedenken darauf zurückführen, daß die Stöckchen, nachdem sie bereits ihre charakteristische Ausbildung als solche erlangten, die Fähigkeit zu der im ganzen recht bescheidenen Ortsbeweglichkeit wieder annahmen. So kommt den unlängst aus den Statoblasten hervorgegangenen jungen Stöckchen von *Lophopus* und anscheinend auch denen von *Pectinatella* eine gewisse, aber offenbar nur recht geringe Beweglichkeit zu (Kraepelin). Dies könnte der Anfang zur Erlangung jener Ortsbewegung sein, wie sie den band- oder wurmförmigen Kolonien der *Cristatella* zumal im jugendlichen Zustand eigen ist, aber mit dem Wachstum und Alter immer mehr zurücktritt.

Bei den Tunicaten, deren Organisation vollständig unter dem Einfluß der festsitzenden Lebensweise steht, wird man kaum im Zweifel sein, daß auf diese auch die Stockbildung zurückzuführen ist und daß also die frei schwimmenden Kolonien der Pyrosomen und Salpen von festsitzenden Verwandten herzuleiten sind. Die Ascidien, welche sich ihres hauptsächlichsten Locomotionsorganes, des chordaführenden Schwanzanhangs, sehr bald entäußerten und dadurch an die Unterlage gebunden wurden, gingen zur Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege über. Diese wurde bei ihnen eine ungemein vielseitige und führte

gewiß schon sehr früh zur Stockbildung. Ähnlich wie bei den vorher erwähnten koloniebildenden Tieren ist anzunehmen, daß die festsitzend gewordenen zur Knospung und Stockbildung befähigten Manteltiere sich von neuem einem frei schwimmenden Leben zuwandten und die Fähigkeit zur Koloniebildung beibehielten, wenn es nicht die Stöcke selbst waren, welche sich aus irgendwelchen, jetzt kaum mehr festzustellenden Anlässen von der Unterlage lösten und zu einer anfangs kriechenden, später freier werdenden Art der Fortbewegung übergingen. Gewisse, ihnen eigen gebliebene Einrichtungen, welche sicher mit der Annahme der festsitzenden Lebensweise zur Ausbildung gelangt waren, wie die Art der Wasserzufuhr und -abgabe, sprechen durchaus für eine derartige Auffassung; sie erfuhren nur einige, mit der nunmehrigen freien Beweglichkeit der Kolonie in Beziehung stehende Abänderungen[1].

Bei den frei schwimmenden sowohl wie bei den festsitzenden Kolonien zeigt sich die Art der Fortpflanzung im engsten Zusammenhang mit der Lebensweise und es ist von ganz besonderem Interesse, daß sich diese Vorgänge bei Vertretern ganz verschiedener Abteilungen des Tierreichs in einer anscheinend recht übereinstimmenden Weise wiederholen. Dies wurde hier für die Tunicaten, Bryozoen und Cölenteraten als recht wahrscheinlich erwiesen und dürfte sich bei einer Reihe von Protozoen ganz ähnlich verhalten, worauf schon früher hingewiesen wurde (S. 434 ff.). Erwähnenswert ist dabei, daß sich die auf ganz abweichende Weise zustande kommenden Kolonien andrer Tierformen offenbar entsprechend verhalten, wie das Beispiel der Rädertiere zeigt.

Viele Rotatorien heften sich bekanntermaßen mit ihrem Hinterende zeitweise oder dauernd fest und manche, wie *Megalotrocha* und *Lacinularia socialis* tun dies dicht nebeneinander, so daß die aus zahlreichen Individuen bestehenden Gruppen gebildet und durch die ausschlüpfenden, sich dazwischen hineindrängenden Jungen immer noch vergrößert werden. Es ist anzunehmen, daß solche an Pflanzenteilen oder derartigem festsitzende Rädertiergruppen zur Bildung der freischwimmenden kugligen Kolonien des *Conochilus volvox* führten, deren zahlreiche Individuen von einem gemeinsamen Mittelpunkt ausstrahlen,

---

[1] Eingehenderes darüber findet sich im speziellen und allgemeinen Teil unsres Lehrbuches der Vergl. Entwicklungsgeschichte. Mit der Frage nach der Entstehung des Generationswechsels im Hinblick auf die festsitzende und freischwimmende Lebensweise beschäftigt sich außer A. Lang sowohl bei den Tunicaten, wie bei andern Tierformen C. Grobben in seiner Arbeit über *Doliolum* und dessen Generationswechsel.

wo sie durch Sekretmassen vereinigt, lose aneinander haften. Auch hier drängen sich die aus den Eiern hervorgehenden Jungen zwischen die älteren Individuen hinein zur Vergrößerung der Kolonie. Durch anfängliches gruppenweises Festhaften an einem im Wasser treibenden Gegenstand und schließliches Loslösen der nur noch durch die eigene Sekretmasse verbundenen Tiere dürften also diese »Kolonien« entstanden sein. Sie zeigen eine entschiedene Ähnlichkeit mit manchen der früher besprochenen Protozoenkolonien, trotzdem diese letzteren wirkliche »Tierstöcke« mit zusammenhängenden, untereinander organisch verbundenen Individuen sind, die auf ungeschlechtlichem Wege entstanden, während man es hier nur mit einer losen Vereinigung geschlechtlich erzeugter Tiere zu tun hat. Aber gerade deshalb sind diese in biologischer Hinsicht auf ähnliche Weise zustande kommenden frei beweglichen Kolonien im Vergleich mit den andern recht bemerkenswert.

Alle die zuletzt besprochenen Vorgänge: die zur Stockbildung führende ungeschlechtliche Fortpflanzung, das nachträgliche Freiwerden dieser Kolonien und die an ihnen stattfindenden, eine reiche Vielgestaltigkeit der Stöcke bewirkenden Differenzierungen sind nur in Verbindung mit dem Wasserleben möglich. Zwar zeigen die oft reich verzweigten Stöcke in dieser Hinsicht eine gewisse Ähnlichkeit mit Pflanzen und schließlich auch mit denen, die auf dem Lande wachsen, auch würde die ihnen zukommende Festigung für das Landleben genügen oder nach dieser Richtung zu entwickeln sein, aber die ganze sonstige Organisation dieser Tiere, ihre Ernährungsweise, die Art ihrer Fortpflanzungs- und Verbreitungsmittel lassen ein Landleben der betreffenden Tiere unmöglich erscheinen. Die uns bekannten Tierstöcke haben gerade in Verbindung mit dem Wasserleben ihre charakteristische Ausbildung erlangt und sind ohne dieses kaum denkbar, wobei vor allen Dingen die auf dem Lande nicht in genügender Weise zu bewerkstelligende Nahrungszufuhr die Hauptrolle spielt. Aber vielleicht könnte diese ganze Fragestellung insofern müßig erscheinen, als derartige, durch die organische Verbindung ihrer Einzelindividuen ausgezeichnete Kolonien eben nur auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zustande kommen und diese fast ausschließlich bei Wassertieren verbreitet ist.

Hier drängt sich die weitere Frage auf, wie es kommt, daß nur die im Wasser (oder als Schmarotzer in einem feuchten Medium) lebenden nicht aber die Landtiere die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung besitzen. Dazu ist nun allerdings zu sagen, daß es zwar

recht viele landlebende und luftatmende Tiere gibt, daß diese jedoch, wenigstens ihrer großen Menge nach, nur einigen wenigen Abteilungen des Tierreichs angehören. Auf dem Lande leben in der Hauptsache von den Wirbeltieren die Reptilien, Vögel und Säugetiere, von den Arthropoden die sogenannten Tracheaten (Insekten, Myriapoden, Onychophoren und Arachnoiden), von den Mollusken ein Teil der Pulmonaten, während aus den übrigen Abteilungen des Tierreichs nur einzelne Vertreter oder kleinere Gruppen sich dem Landleben anbequemen. Von den Crustaceen gilt dies für die Landkrabben und einige Isopoden (die Landasseln); von den zahlreichen und sehr verschiedenartig organisierten Würmern leben ebenfalls nur verhältnismäßig wenige auf dem Lande, wie eine Anzahl Nematoden, die terrikolen Oligochäten, einige Hirudineen, Nemertinen und Turbellarien.

Damit sind die Landtiere, einige unerhebliche Ausnahmen, wie gelegentlich ans Land gehende Fische, Krebse, Würmer und Protozoen abgerechnet, im ganzen aufgezählt. Es ergibt sich daraus, daß es in der Hauptsache solche Tiere sind, deren wasserlebende Verwandte ebenfalls keine ungeschlechtliche Fortpflanzung aufweisen, denn weder den Arthropoden und Mollusken, noch den Vertebraten kommt sie zu, obwohl man sich (zumal im Hinblick auf die Tunicaten) ganz gut denken könnte, daß der noch recht einfach organisierte Amphioxus die Fähigkeit zur Regeneration des Vorder- und Hinterendes im größeren Umfang besäße und in Verbindung damit zur Durchteilung des Körpers befähigt wäre.

Wenn nun die im Wasser lebenden Verwandten sich nicht auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, so wird dies noch weniger von den landlebenden Tieren zu erwarten sein, denn die Bedingungen dafür sind bei ihnen weit ungünstiger. Gewiß ist dem größeren Schonungsbedürfnis, dem Wiedererlangen der Bewegunsgfähigkeit und selbständigen Ernährung beim Leben im Wasser viel leichter als bei dem auf dem Lande Rechnung zu tragen. Immerhin brauchte das Landleben die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht auszuschließen, wie sich aus gewissen biologischen Verhältnissen einiger landlebenden Würmer ergibt. So bewahren die Regenwürmer ihr Regenerationsvermögen in recht weitgehendem Maße, wenn auch freilich nicht in so großem Umfang, wie es bei den limikolen Oligochäten vorhanden ist. Es ließe sich denken, daß bei ihnen wie bei ihren im Süßwasser und im Meere lebenden nahen Verwandten auch die Fähigkeit zur Teilung erhalten bliebe und sie diesen Zustand in den gut geschützten Erdhöhlen, in welche sie sich zeitweise zurückziehen, gut überdauern könnten.

Jedenfalls wird von den ungemein regenerationsfähigen Erdplanarien (*Bipalium*, *Dolichoplana* u. a.) mit Sicherheit angegeben (v. GRAFF, S. 242, 1899), daß bei ihnen außer dem, durch die experimentellen Untersuchungen (MORGAN 1900) wohlbekannten vollständigen Ersatz der verloren gegangenen Körperpartien wenig umfangreicher Teilstücke eine spontane (mit der geschlechtlichen abwechselnde) ungeschlechtliche Fortpflanzung vorkommt. Diese Würmer finden also bei ihrem Leben auf der Erde zwischen Holzstücken, Blättern und sonstigen Pflanzenteilen, unter denen sie sich wie auch in kleinen Erdhöhlen verstecken, geeignete Bedingungen, um die durch den Teilungsvorgang gewiß sehr empfindlichen Körperstellen zu schützen und den Eintritt erneuter Ernährungsfähigkeit in Ruhe abzuwarten. Die Möglichkeit eines derartigen Verhaltens erscheint gewiß auch bei den unter ganz ähnlichen äußeren Umständen lebenden Landnemertinen gegeben und dasselbe würde für die terrikolen Oligochäten gelten. Das Auftreten recht beträchtlicher Regenerate bei den letzteren auch im freilebenden Zustand, sowie die ebenfalls sehr weitgehende Regenerationsfähigkeit der ersteren ist sicher geeignet, die Wahrscheinlichkeit einer solchen Annahme (bei überhaupt vorhandenem Vermögen ungeschlechtlicher Fortpflanzung) zu erhöhen. Auffallend bleibt aber dabei doch, daß die zum Landleben übergehenden Würmer, abgesehen von den Planarien und Oligochäten, solche sind, die sich nicht auf ungeschlechtlichem Wege fortzupflanzen pflegen, denn auch die Nemertinen tun dies trotz ihres großen Regenerationsvermögens nicht und die Nematoden wie die Hirudineen sind noch weniger dazu befähigt.

Abgesehen von recht geringfügigen Ausnahmen kommt also den Landtieren die ungeschlechtliche Fortpflanzung nicht zu und sie fehlt auch bei den verhältnismäßig niederstehenden Tierformen, die entweder selbst oder deren nahe Verwandte ein beträchtliches Regenerationsvermögen besitzen und bei denen man sie am ehesten erwarten sollte. Festzustellen ist dabei allerdings, daß die dem Landleben sich zuwendenden Tiere auch schon während ihres früheren Lebens im Wasser fast alle bereits keine ungeschlechtliche Fortpflanzung mehr aufwiesen, wie aus dem schon vorher erwähnten Verhalten der Wirbeltiere, Mollusken, Arthropoden, Hirudineen, Nematoden und Nemertinen hervorgeht. Daraus ist zu schließen, daß ihnen in Verbindung mit dem Fehlen dieser Eigenschaft andre zukommen, die sie für die Erwerbung des Landlebens befähigt erscheinen lassen. Welche Züge ihrer Organisation dabei besonders in Betracht kommen, kann hier nicht untersucht werden, doch ist diese Frage eingehend von SIMROTH (1891) und

Döderlein (1912) erörtert worden. Jedenfalls weist alles darauf hin, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung infolge der besseren Ernährungs-, Bewegungs- und Verbreitungsmöglichkeit, wegen des Schutzbedürfnisses der Tiere selbst und ihrer Fortpflanzungskörper, der leichteren Möglichkeit des Ausbildens von Stützapparaten und aus noch andern Gründen bei den Wassertieren nicht nur ihre reichste Entfaltung findet, sondern so gut wie auf sie beschränkt ist.

Davon scheinen die parasitisch lebenden Tiere eine Ausnahme zu machen, jedoch ist dies nur scheinbar der Fall, denn bei ihnen liegen ganz besondere, durch ihre höchst eigenartige Lebensweise bedingte Verhältnisse vor. Diese sind geregelt durch die mehr oder weniger engen Beziehungen zwischen Parasiten und Wirtstier, welches jenem vor allem Schutz und Nahrungserwerb gewährleistet. Dadurch wird die ganze Organisation des Parasiten häufig stark beeinflußt und er von der Außenwelt ziemlich unabhängig gemacht. Insofern sind die Schmarotzer, wenn es sich nicht um temporäre Ectoparasiten handelt, weder als Wasser- noch als Landtiere zu bezeichnen, sondern sie finden ihre Wohnstätte und ihren Lebensunterhalt am oder im Träger. Freilich gilt dies nur für die dem Parasitismus am besten angepaßten Tiere für die ganze Dauer ihres Lebens, denn längst nicht alle sind in der Lage, die für die Erhaltung der Art nötige Übertragung in ein andres Wirtstier direkt oder durch Vermittelung ihrer Fortpflanzungskörper zu bewerkstelligen.

Wenn die unmittelbare, gewöhnlich in früheren Entwicklungszuständen bewirkte Übertragung oder diejenige durch Eier nicht möglich ist, so geschieht sie durch Vermittelung eines freilebenden Stadiums, wodurch der Parasit wieder in direkte Beziehung zur Außenwelt und in Abhängigkeit von ihr gerät. Zumeist kommt dafür das Wasserleben in Betracht; außer an die Protozoen sei in dieser Hinsicht an die freischwimmenden Larven oder Jugendformen der parasitischen Cölenteraten, Plathelminthen, Nematoden, Crustaceen, Mollusken u. a. erinnert, die längere oder kürzere Zeit frei leben, um dann ein neues Wirtstier aufzusuchen oder von einem solchen aufgenommen zu werden.

Auf ungeschlechtlichem Wege erzeugte Fortpflanzungskörper finden bei dem Wirtswechsel, abgesehen von den Protozoen, weniger Verwendung, obwohl auch bei diesen die Neigung besteht, mit der Übertragung auf das neue Wirtstier die geschlechtliche Fortpflanzung zu verbinden (Coccidien, Hämosporidien). Daß dagegen Parasitismus und ungeschlechtliche Fortpflanzung in engere Beziehung zueinander treten und letztere eine wichtige Rolle dabei übernehmen kann, mußte schon

weiter oben (S. 438 ff.) besprochen werden. Trotzdem läßt sich aber kaum sagen, daß die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei parasitischen Tieren besonders stark verbreitet wäre oder durch ihr Schmarotzertum im hohen Maße befördert würde. Man hat den Eindruck, als ob sie dort, wo die Anlage dazu bei freilebenden Verwandten vorhanden ist, wieder aufgenommen wird, daß sie aber kaum eingerichtet werden kann, wenn diese Anlage fehlt. Dafür sprechen jene zahlreichen, durch die parasitische Lebensweise zu bloßen Säcken oder Schläuchen gewordenen Tiere aus den Abteilungen der Plathelminthen, Nemathelminthen, Crustaceen und Mollusken, für welche man eine Vermehrung auf ungeschlechtlichem Wege nach Analogie mit andern Tierformen als recht nützlich ansehen möchte, bei denen sie jedoch nicht auftritt.

Wenn angegeben wird, daß sich die ungeschlechtliche Fortpflanzung außer bei Wassertieren noch bei Parasiten findet, so ist das gewiß richtig. Es könnte sogar noch hinzugefügt werden, daß die schmarotzende Lebensweise die Fähigkeit zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung unter Umständen begünstigt und stärker hervortreten läßt, wenn die Art der Verbreitung dies nötig macht und die betreffenden Lebensverhältnisse es gestatten. Insofern kann also das parasitische ähnlich wie das Leben im Wasser wirken, aber davon, daß sich dies im allgemeinen so verhielte und die ungeschlechtliche Fortpflanzung im Zusammenhang mit dem Parasitismus eine weite Verbreitung und hohe Ausbildung erhielte, kann nicht die Rede sein.

Am Ende sei nochmals hervorgehoben, daß im vorstehenden keine irgendwie erschöpfende Darstellung vom Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung gegeben werden sollte, sondern daß es sich nur darum handelte, einige weniger beachtete und der Klärung bedürftige Punkte dieser etwas weiter entgegenzuführen. In der Hoffnung, daß die gegebenen Ausführungen im Anschluß an die früheren dazu einigermaßen beitragen konnten, seien sie hiermit abgeschlossen.

Marburg, im Februar 1916.

Literatur.

Berenberg-Gossler, H. v., Geschlechtszellen und Körperzellen im Tierreich. Anat. u. Physiol. Vorträge. Jena 1912.

Braem, F., Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. 1908.

Braem, F., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. Ebenda. Bd. XXX. 1910.

— Die Knospung von Eleutheria und den Margeliden. Ebenda. Bd. XXXII. 1912.

Buddenbrock, W. v., Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI. 1910.

Buschkiel, A., Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophtirius multifiliis. Arch. f. Protistenkunde. Bd. XXI. 1910.

Bütshli, O., Über die Entstehung des Schwärmsprößlings der Podophrya quadripartita. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. X. 1876.

— Protozoa 1—3 Sarcodina-Infusoria. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Leipzig 1880—89.

— Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anzeiger. Bd. V. 1882.

Calkins, N. G., Studies on the life history of Protozoa. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XV. 1908.

— Protozoology. New York 1909.

— und S. W. Cull, Conjugation of Paramecium. Arch. f. Protistenkunde. Bd. X. 1908.

Child, C. M., The regulatory processes in organisms. Journ. Morph. Vol. XXII. 1911.

— Die physiologische Isolation von Teilen des Organismus als Auslösungsfaktor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen (W. Roux). 11. 1911.

— A study of senescence and rejuvenescence based on experiments with Planaria dorotocephala. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXI. 1911.

— The process of reproduction in organisms. Biol. Bull. Vol. XXIII. 1912.

— Certain dynamic factors in experimental reproduction and their significance for the problems of reproduction and development. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXV. 1913.

Claparède, E., Über geschlechtliche Zeugung von Quallen. Beiträge zur Fauna der schottischen Küste. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. X. 1860.

Deegener, P., Versuch zu einem System der Monogonie im Tierreich. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXIII. 1915.

Döderlein, L., Über Wasser- und Landtiere. Zool. Anzeiger. Bd. XL. 1912.

Doflein, F., Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911.

— Das Unsterblichkeitsproblem im Tierreich. Freiburg 1913.

— und O. Koehler, Überblick über den Stamm der Protozoen. Handb. Pathogen. Mikroorganismen. 2. Aufl. Bd. VII. 1912.

Eichenauer, E., Zur Kenntnis der Knospenbildung der Donatien. Zool. Anz. Bd. XLV. 1915.

Evans, R. A., A description of Ephydatia blembingia, with an account of the formation and structure of the gemmulae. Quart. Journ. Mic. Sc. Vol. XLII. 1900.

Fernandez, M., Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere, Spezifische Embryologie der Mulita usw. Morph. Jahrb. Bd. XXXIX. 1909. — Entwicklung der Mulita Revista Museu La Plata. T. XXI. 1915.

Frischholz, E., Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Centralbl. Bd. XXIX. 1909.

Godlewski, E., Physiologie der Zeugung. Handbuch d. vgl. Physiologie. Bd. III. 2. 1910—1914.

— Die Fortpflanzung im Tierreich. Allgemeine Biologie. Kultur der Gegenwart. Bd. I. 3. Teil, 4. Abt. 1915.

Graff, L. v., Monographie der Turbellarien. 2. Triclada terricola. Leipzig 1899.

Grobben, C., Doliolum und sein Generationswechsel nebst Bemerkungen über den Generationswechsel der Acephalen, Cestoden und Trematoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IV. 1881.

Hadzi, J., Die Entstehung der Knospen bei Hydra. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XVIII. 1909.

— Über die Podocysten der Scyphopolypen. Biol. Centralbl. Bd. XXXII. 1912.

Haecker, V., Zeugungslehre. Handbuch der Morphologie. Bd. II. 1912.

Hartmann, M., Die Fortpflanzungsweisen der Organismen usw. Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904.

— Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena 1909.

— Der Generationswechsel der Protisten und sein Zusammenhang mit dem Reduktions- und Befruchtungsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1914.

— Mikrobiologie. »Allgemeine Biologie der Protisten«. Kultur der Gegenwart. Bd. I. 3. Teil, 4. Abt. 1915.

Hérouard, E., Histoire du kyste pédieux de Chrysaora et sa signification. Arch. Zool. expér. gén. T. X. 5. Sér. N. R. p. XI. 1912.

Hertwig, R., Über Podophrya gemmipara. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1876.

— Über die Konjugation der Infusorien. Abh. Bayr. Akad. Wiss. Bd. XVII, 2. 1889.

— Mit welchem Recht unterscheiden wir geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Phys. München. Bd. XV. 1900.

— Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitzungsber. der Math.-Phys. Kl. Akademie Wiss. München. Bd. XXXII. 1902.

— Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. f. Protistenkunde. Bd. I. 1902.

— Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra fusca*. Biol. Centralbl. Bd. XXVI. 1906.

— Die einzelligen Organismen. Kultur der Gegenwart. Bd. IV. 3. Teil, 2. Abt. 1913.

Janda, V., Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei *Criodrilus lacuum*. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXIII und XXXIV. 1912.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1908.

Karsten, G., Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis. Flora. Bd. XCIX. 1909.

Kennel, J. v., Über Teilung und Knospung der Tiere. Festrede d. Univ. Dorpat. 1888.

Koch, W., Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorismus von Hydra fusca. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.

Korschelt, E., Lebensdauer, Altern und Tod. Jena 1917.

— und K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. 4. 1910.

KRAEPELIN, K., Die deutschen Süßwasser-Bryozoen. Abh. d. Naturwiss. Ver. Hamburg. Bd. X. 1887.

KRAPFENBAUER, A., Einwirkungen der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Diss. München 1908.

KÜHN, A., Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. Erg. u. Fortschr. Zool. Bd. IV. 1913.

LANG, A., Über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung. Jena 1888.

MAAS, O., Die Knospenentwicklung der Tethya und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901.

MARCHAL, P., Recherches sur la biologie et le développement des Hymenoptères parasites. La polyembriologie spécifique ou germinogonie. Arch. Zool. exp. gén. (4.) T. II. 1904.

MARSHALL, F. A. H., The physiology of reproduction. London 1910.

MAUPAS, E., Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusoires ciliés. Arch. Zool. exp. gén. T. VI. 2. Sér. 1888.

— La rejeunissement karyogamique des Ciliés. Ebenda. T. VII. 1889.

MAYER, A. G., Some Medusa from the Tortugas. Florida Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. XXXVII. 1900—1901.

— Medusae of the Bahamas. Mem. Nat. Sc. Museum Brooklyn Inst. Vol. I. 1904.

— Medusae of the world. Vol. I und II. Hydromedusae. Washington 1910.

MÖBIUS, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

MONTGOMERY, TH. H., The analysis of racial descent in animals. New York 1906.

— On reproduction, animal life cycles and the biological unit. Transactions Texas Acad. Sc. Vol. IX. 1906.

MONTICELLI, F. S., Sullo Ctenodrilus serratus. Boll. Soc. Nat. Napoli t. J. 1893.

— Sessualità e gestazione nello Ctenodrilus serratus. Congresso Nat. Ital. Milano 1907.

— Raphidrilus nemasoma Munt., nuovo Ctenidrilide del Golfo di Napoli. Archiv. Zool. Napoli. Vol. IV. 1910.

MORGAN, TH., Regeneration in Bipalium. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IX. 1900.

MORGULIS, S., Observations and experiments on regeneration in Lumbriculus. Journ. Exp. Zool. Vol. IV. 1907.

— Contributions to the physiology of regeneration. 2. Experiments on Lumbriculus. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXVIII. 1909.

— Beiträge zur Regenerationsphysiologie. 5. Die Regeneration isolierter Segmente und kleiner Stücke von Würmern. Ebenda. Bd. XXXI. 1911.

MRÁZEK, A., Die Geschlechtsverhältnisse und die Geschlechtsorgane von Lumbriculus variegatus. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. XXIII. 1906.

— Beiträge zur Naturgeschichte von Lumbriculus. Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges. Wiss. Prag 1913.

— Encystierung bei einem Süßwasseroligochaeten. Biol. Centralbl. Bd. XXXIII. 1913.

Müller, C., Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus und Tubifex. Arch f. Entwicklungsmech. Bd. XXVI. 1908.

Müller, K., Regenerations- und Reduktionsvorgänge bei Schwämmen. Zool. Anz. Bd. XXXVII und Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXII. 1911.

— Gemmula-Studien usw. Wiss. Meeres-Unters. 16, 7. Kiel 1913.

Nekrassoff, A., Zur Frage über die Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung auf Grund von Beobachtungen an Hydromedusen. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.

Neresheimer, E., Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. Ber. Bayr. Biol. Versuchsstation München. Bd. I. 1908.

Nussbaum, M., Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXIX. 1887.

— Experimentelle Morphologie in Lehrbuch der Biologie für Hochschulen (von Nussbaum, Karsten und M. Weber). Leipzig 1911.

Reuss, H., Die Cercarie und Sporocyste von Distomum duplicatum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV. 1903.

Riggenbach, E., Die Selbstverstümmelung der Tiere. Erg. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XII. 1902.

Schaudinn, F., Neuere Forschungen über die Befruchtung der Protozoen. Verh. der Deutsch. Zool. Ges. 1905.

Schleiden, M. J., Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig 1861.

Schulze, F. E., Frei schwimmende Brustknospen bei Oscarella lobularis. Zool. Anz. Bd. II. 1879.

— Über Trichoplax adhaerens. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin. 1892.

Seeliger, O., Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1896.

Silvestri, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. Ann. R. Scuola Agricolt. Portici. Vol. VI und VIII. 1906 und 1908.

Simroth, H., Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1891.

Sokolow, J., Über eine neue Ctenodrilusart und ihre Vermehrung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.

Ssinitzin, D. Th., Studien über die Phylogenie der Trematoden. Biol. Centralbl. Bd. XXIX. 1909.

— Studien über die Phylogenie der Trematoden usw. nebst einer Hypothese über die Entstehung des Wirtswechsels. Biol. Zeitschr. Moskau. Bd. I. 1910.

Stein, F., Der Organismus der Flagellaten. Leipzig 1878.

Tennent, D. U. A., A Study of the life history of Bucephalus etc. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLIX. 1906.

Tirula, L. G. Th., Regeneration und Transplantation bei Criodrilus. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXV. 1913.

Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Zeitung. Bd. LXI, 1. 1907.

Wagner, Fr. v., Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Tierreich. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. IV. 1891.

— Zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus varigatus. Ebenda. Bd. XIII und XXII. 1900 und 1905.

WAGNER, FR. v., Zur Oecologie des Tubifex und Lumbriculus. Ebenda. Abt. f. Syst. Bd. XXIII. 1906.
WEISMANN, A., Über die Dauer des Lebens. Jena 1882.
— Über Leben und Tod. Jena 1892.
— Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
— Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.
WIERZEJSKI, A., Beobachtungen über die Entwicklung der Gemmulae der Spongilliden usw. Bull. Acad. Sc. Krakau. 1915.
ZEPPELIN, Graf M., Über den Bau und die Teilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.

Collyriclum faba (Bremser) Kossack.

Ein Parasit der Singvögel, sein Bau und seine Lebensgeschichte.

Von

Georg Jegen

aus Klosters.

Mit Tafel XI und XII.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

A. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Basel unter Leitung von Herrn Prof. Dr. F. Zschokke ausgeführt. Den Anstoß, *Collyriclum faba* zum Ausgangspunkt einer selbständigen Arbeit zu wählen, gab Prof. Dr. Mieschers Abhandlung vom Jahre 1838, um so mehr, als alle Autoren, die sich mit dem gleichen Gegenstand beschäftigt haben, das relativ seltene Vorkommen des Parasiten betonen, während Prof. Miescher in Basel sechs mit Cysten behaftete Sperlinge zur Untersuchung bekommen konnte. Es war also

zu erwarten, daß in derselben Stadt auch in unserer Zeit Material zu erreichen sei.

In der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel befanden sich zwei Gläser mit je einem Sperling. Die Etikette trägt die Aufschrift *Monostomum bijugum.* Dieses Material wurde mir von Herrn Prof. Dr. ZSCHOKKE bereitwilligst zur Bearbeitung überlassen. Dadurch wurde ich in den Stand gesetzt, mich im Herbst 1914 und im Winter 1914/15 über die anatomischen Verhältnisse zu orientieren. Das größte Interesse erregte ohne Zweifel die Frage nach der Entwicklung. Um in dieser Beziehung einige Resultate zu erreichen, mußte ich darauf bedacht sein, ein möglichst umfangreiches Material zu sammeln. Das war insofern mit Schwierigkeiten verbunden, als in der Literatur nichts zu finden ist, das auf die lokale Verbreitung des Parasiten schließen läßt. Deshalb durfte ich es nicht unterlassen, dafür zu sorgen, aus allen Stadtquartieren Sperlinge zur Untersuchung zu bekommen. Ebenso mußte auch die Peripherie der Stadt in Berücksichtigung gezogen werden, um festzustellen, ob der Parasit in seinem Vorkommen hauptsächlich auf die Stadt beschränkt sei. Ich erlaubte mir, eine Eingabe an die hohe Polizeidirektion der Stadt Basel einzureichen, um den Abschuß von Sperlingen zu erwirken. Diesem Gesuche wurde von seiten der Behörde mit aller Bereitwilligkeit entsprochen, so daß ich mich mit den verschiedenen Bannwarten der Stadt in Verbindung setzen konnte. Ich möchte es nicht unterlassen, an dieser Stelle für diese dienstbereite Bewilligung meines Gesuches meinen besten Dank auszusprechen. Ebenso wurde mir Gelegenheit zur Beobachtung und zum Fang von jungen Sperlingen im Museumshof von der Direktion des Museums mit aller Zuvorkommenheit gegeben. Da ich dort ein großes Material erhielt, möchte ich den Herren Dr. F. SARASIN und Dr. ROUX meinen besten Dank aussprechen.

Neben der Entwicklung soll die Arbeit sich auch auf anatomische und morphologische Verhältnisse beziehen. Ebenso durfte gehofft werden, in systematischer Beziehung gewisse Fragen abzuklären. Erst im Verlaufe der Untersuchungen an dem umfangreichen lebenden und frisch fixierten Material (es kamen 83 mit Cysten behaftete Vögel zur Untersuchung) konnte ich den Gedanken fassen, mich mit gewissen in der Trematodenliteratur häufig diskutierten Fragen zu beschäftigen, so z. B. mit der Funktion des LAURERschen Kanales, dem sexuellen Dimorphismus und ebenso mit dem senilen Zustand.

Die Methode der Untersuchungen gliedert sich naturgemäß in drei Teile:

1. Untersuchungen am lebenden Objekt.
2. Untersuchungen an den Schnitten.
3. Experimentelle Untersuchungen.

Für die erste Form des Arbeitens erwies sich das Objekt als außerordentlich günstig, weil es im Leben vollständig durchsichtig ist. Wertvolle Resultate wurden dadurch namentlich in bezug auf die Geschlechtstätigkeit der beiden Individuen erreicht. Ich kann noch beifügen, daß es sich als ganz zwecklos erwies, die Tiere etwa zu fixieren, um sie dann im ungefärbten Zustand zu untersuchen, indem der ganze Körper eine schmutzig gelbe Farbe annimmt, wodurch das Objekt von seiner Durchsichtigkeit bedeutend einbüßt. In gewisser Beziehung als vorteilhaft erwies es sich, Totalpräparate herzustellen, die mit Alauncarmin oder Boraxcarmin gefärbt wurden. Die Färbung mit der letzten Farbe war überaus günstig, wenn man die Objekte einige Stunden im Thermostaten der Einwirkung der Farblösung aussetzte.

Größere Schwierigkeiten bereitete das Objekt im allgemeinen beim Schneiden. Was zunächst die Fixationsmethode betrifft, so konnte ich die besten Resultate mit erwärmtem Sublimat unter Zusatz von Eisessig erreichen. Als Zwischenmedium gelang es mir, nach einer Reihe von Versuchen im Chloroform ein für dieses Objekt weitaus am besten passendes Mittel herauszufinden. Um dann schließlich bei 5—10 μ dicken Schnitten nicht ein Zerreißen des Parenchyms herbeizuführen, mußte ich zum Einbetten weiches Paraffin (Schmelzpunkt 48° C) verwenden. Zur Untersuchung gewisser Verhältnisse ist es außerdem von Vorteil, wenn man die ganze Cyste schneidet. Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß die Cystenwandung enorm resistent ist gegen das Eindringen von Flüssigkeiten. Schon beim Fixieren müssen ganze Cysten sehr lange Zeit der Einwirkung der Reagentien ausgesetzt bleiben. Am besten ist es aber, wenn man die Cyste vorsichtig anschneidet. Bei noch prall gefüllten Cysten ist auf anderm Wege überhaupt nichts zu erreichen, da die Cystenflüssigkeit niemals vollständig entfernt werden kann.

In bezug auf den experimentellen Teil meiner Untersuchungen konnte ich konstatieren, daß mit den für diesen Zweck eingefangenen Sperlingen nicht viel zu erreichen war, indem sie nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde gingen. Da aber *Collyriclum faba* auch schon an *Fringilla canariensis* beobachtet war, so stellte ich mir einige Kanarienvögel zur Verfügung, um sie als Versuchstiere zu benutzen.

Wie im Laufe der Arbeit noch des nähern ausgeführt wird, erstreckt sich die Zeit der Entwicklung des Parasiten sowie des Lebens

des geschlechtsreifen Tieres über einen kleinen Teil des Jahres. So war die Zeit vom Mai bis September 1915 für meine Untersuchungen die fruchtbarste.

Es bleibt mir zum Schlusse dieser kurzen Ausführung noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, allen denjenigen, die mich in der Ausführung der Arbeit unterstützten, meinen wärmsten Dank auszusprechen. In erster Linie gilt dies meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. Zschokke, der durch seine reiche Erfahrung in diesem Gebiete mir immer bereitwilligst zur Seite stand. Ferner haben mich die Herren Dr. C. Janicki und Dr. R. Menzel als Assistenten der Anstalt zu Dank verpflichtet.

B. Historischer Überblick.

Der Parasit, von dem diese Arbeit handelt, tritt relativ früh in den Gesichtskreis der Forschung.

Der erste mir bekannte Fund datiert aus dem Jahre 1819, indem Prof. Fr. Meissner, damals in Bern, der allgemeinen Schweiz. Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften einen Zeisig (*Fringilla spinus*) vorwies, der mit einer Anzahl kugelförmiger Auswüchse behaftet war. Soweit aus den Berichten hervorgeht, wurden diese Gebilde nicht weiter untersucht und einfach als von *Cysticercus cellulosae* herrührend bezeichnet.

Ob S. Th. v. Soemmering den Parasiten schon vor obigem Datum gefunden hat, ist mir nicht bekannt. Jedenfalls aber knüpft sich die erste Beschreibung an den Fund Soemmerings. Bremser hat ihn mit von Schmalz ausgeführten Abbildungen in den Tabulae anatomiam entozoorum illustrantes im Jahr 1831 veröffentlicht.

Im Jahre 1838 erschien die Arbeit von Prof. Miescher unter dem Titel: »Beschreibung und Untersuchung des *Monostomum bijugum*«. Diese Arbeit kann als die bis anhin eingehendste betrachtet werden, wenn auch verschiedenes durch spätere Untersuchungen berichtigt werden mußte.

1839 erscheint in Wiegmanns Archiv I eine Beschreibung des Parasiten von Creplin. Im gleichen Jahre schreibt auch v. Siebold über *Monostomum bijugum*.

1841 berichtet Rolando in »Atti Acad. d. Sc. Siena« über *Globularia*, womit ebenfalls derselbe Parasit bezeichnet wurde.

1845 wird er in »Hist. nat. d. Helminthes« von Dujardin behandelt.

1850 nimmt Diesing den Parasiten in sein Systema Helminth. I auf.

1873 erscheint wieder eine Spezialarbeit über *Monostomum faba* von WILLEMOES-SUHN.

1910 schreibt L. J. COLE über *Collyriclum faba* als Parasit beim Sperling in den Vereinigten Staaten. Seine Angaben sind rein biologischer Natur.

1911 bildet KOSSACK eine besondere Gattung *Collyriclum* und bestimmt als Typus unsern Sperlingsparasiten *Collyriclum faba*.

1914 erscheint von TH. ODHNER eine Abhandlung, die namentlich in systematischer Beziehung von größerm Interesse ist.

In den hier genannten Arbeiten ist ausschließlich die Morphologie und das Vorkommen behandelt, und zwar so, daß ein eingehenderes Studium dieser Verhältnisse gerechtfertigt erschien. Die Entwicklung von *Collyriclum faba* ist bis dahin noch vollständig unbekannt.

II. Morphologie.

Da die morphologischen Verhältnisse von *Collyriclum faba* schon von verschiedenen früheren Autoren behandelt wurden, kann es nicht meine Aufgabe sein, eine vollständige Beschreibung in dieser Beziehung zu geben. Ich glaube eher das Richtige zu treffen, wenn ich mich in der Hauptsache auf die zum Teil noch nicht erledigten Fragen beschränke, deren Lösung besonders durch das mir zur Verfügung stehende, reichhaltige Material ermöglicht wird.

Die Autoren, die sich mit *Collyriclum faba* beschäftigten, wurden in der Einleitung in einem kurzen historischen Überblick bereits genannt. Besonders hervorzuheben ist, daß bis jetzt einzig MIESCHER eine größere Zahl von lebenden Parasiten zur Bearbeitung zur Verfügung hatte. Daher ist auch seine Arbeit in mancher Beziehung die gründlichste.

Collyriclum faba parasitiert, wie schon bekannt ist, auf verschiedenen Singvögeln und kommt zu zweien in Cysten vor. Die Diagnosen aller früheren Autoren lauten übereinstimmend in bezug auf die Körperform: Körper halbkugelig, etwas breiter als lang. Aus diesen Angaben geht unzweideutig hervor, daß alle jene Forscher den Parasiten nur auf einer Entwicklungsstufe vor sich hatten, und zwar, wie noch später ausgeführt wird, auf dem Verbreitungsstadium. Ebenso stimmen die angegebenen Maße der Dimensionen mit meinen diesbezüglichen Beobachtungen auf der dritten Entwicklungsstufe überein.

Um einigermaßen einen Überblick über die Größenverhältnisse sowie überhaupt die Morphologie im allgemeinen zu erhalten, betrachte

ich es als wichtig, die Ergebnisse meiner Untersuchungen von dem Moment an, wo die Organisation zum ausgebildeten Trematoden einsetzt, vergleichend zusammenzustellen.

A. Jugendform.

(Tafel XI, Fig. 1.)

Als Jugendform fasse ich diejenige Stufe der Entwicklung auf, wo die Herausbildung der Organe im Innern deutlich begonnen hat. Würde man den Parasiten in diesem Zeitpunkte isoliert von den andern Stadien auffinden, so glaube ich entschieden, daß es schwer wäre, ihn als *Collyriclum* zu erkennen. In erster Linie fallen seine Dimensionen auf. Die Länge beträgt durchschnittlich 0,465 mm; seine Breite am vorderen Ende 0,105 mm; in der Mitte 0,165 mm und am Hinterende 0,06 mm. Es sind dies, verglichen mit den Maßen für das Endstadium, sehr kleine Zahlen. Als Form ergibt sich daraus eine längliche, und zwar ist sie spindelartig, da der Körper noch absolut keine Dorsoventralität zeigt.

In bezug auf die Haut ist zu sagen, daß sie überall in gleicher Dicke und Beschaffenheit den Körper bedeckt. Sie ist etwa 0,007 mm dick und besitzt eine regelmäßige, schräge Strichelung, die besonders am Vorderkörper stark hervortritt. Die Strichelung kommt durch Stachelplatten zustande, die sich noch nicht aufgelöst haben. Auf die Entwicklung dieser Gebilde wird im Abschnitt über Anatomie näher eingegangen.

Der Mundsaugnapf steht vollständig terminal am vorderen Ende. Er erhebt sich gewöhnlich mehr oder weniger über die Oberfläche des Körpers. Im Verhältnis zur Größe des Individuums nimmt er einen bedeutend größeren Raum ein als auf den späteren Stadien. Seine Länge beträgt 0,07 mm; seine Breite 0,056 mm. Er bildet in der Totalansicht ein kugeliges, stark muskulöses Organ, das genau an seinem Vorderende die Mundöffnung trägt. Direkt anschließend erblickt man den bedeutend kleineren aber muskelreichen Pharynx. Länge = 0,035 mm; Breite = 0,0245 mm. Die Fortsetzung bildet ein sehr kurzer und dünner Oesophagus. Seine Länge beträgt 0,0105 mm, während seine Breite 0,0035 mm mißt. Er geht, ohne sich vorher merkbar zu erweitern, in den Darm über.

Der Darm ist nun dasjenige Organ, das im allgemeinen die kleinsten Veränderungen in der Entwicklung durchmacht. Es besitzt schon früh vollkommen die Gestalt der späteren Stufen. Was noch besonders auffällt, ist die gewaltige Ausdehnung seiner beiden Schenkel. Hinsichtlich ihrer Länge entsprechen sie den Verhältnissen des ausge-

wachsenen Tieres. Hingegen zeigen sie eine auffallende Dicke, indem die beiden Schenkel zusammen mehr als zwei Drittel des ganzen Durchmessers ausmachen. Eine weitere Eigentümlichkeit finden wir auch im Bau der Oberfläche der Darmschenkel. Sie besitzt nämlich wellige Erhebungen.

Das Hinterende des Körpers verjüngt sich plötzlich zu einem kleinen Zapfen. Nur wenig vom terminalen Ende dieses Gebildes befindet sich ventral der Excretionsporus, in Form einer feinen Öffnung von 0,005 mm Durchmesser. Von dieser zieht sich auf 0,014 mm Länge ein schmaler Kanal von höchstens 0,0035 mm Durchmesser nach vorn. Seine Fortsetzung wird aus zwei zwischen die Darmschenkel hineinziehenden Ästen gebildet (Taf. XI, Fig. 1 *EG*). Das Excretionssystem ist also bei jugendlichen Exemplaren von ganz anderm Aussehen als im erwachsenen Zustand. Hier sei nur bemerkt, daß diese Erscheinung ein wichtiges Beweisstück bildet für die systematische Stellung des Parasiten.

Die Genitalpori lassen sich leicht auf einer kleinen Erhöhung auf der Ventralseite auffinden. Ihre Lage ist gleich wie im späteren Stadium der Entwicklung.

Unmittelbar hinter den Endigungen der Darmschenkel befinden sich zwei ovale Körper zu beiden Seiten der Excretionskanäle. Mit Sicherheit konnte erst auf Schnitten erkannt werden, daß es sich um die Hoden handle. Auffallend ist ihre Lage. Wenn man aber bedenkt, daß der Parasit von einem gewissen Moment an besonders stark seinen Breitendurchmesser vergrößert, so liegt es auf der Hand, daß dadurch die beiden Hoden nach den Seiten hin gezogen werden müssen, so daß sie schließlich ihre spätere Lage einnehmen.

Von den andern Genitaldrüsen sind die seitlich und weit vorn im Körper angelegten Dotterstöcke auffallend. Sie besitzen noch keine Spur des späteren traubigen Baues; vielmehr bilden sie zwei Bänder, die in der Nähe des Mundsaugnapfes beiderseits beginnen und zwischen den Darmschenkeln und dem Körperrande nach rückwärts ziehen. Dabei werden sie immer schmaler. Auch ihre Anordnung wird, ähnlich wie bei den Hoden, durch das weitere Wachstum bestimmt. Der Keimstock stellt einen dorsal, etwas vor den Genitalpori gelegenen ovalen Körper dar. Seine spätere Gestalt ist durchaus noch nirgends angedeutet.

B. Geschlechtsstadium.

(Tafel XI, Fig. 3.)

Nach Form und Größe, sowie in bezug auf die inneren Organe, soweit sei am Totalpräparat sichtbar sind, hat sich der Parasit stark

verändert. Ich stelle in einer kleinen Tabelle der Übersicht halber die Maße für drei Paare von Tieren zusammen.

	Partner	Länge in mm	Breite in mm
1. Paar	1.	1,290	1,170
	2.	1,355	1,245
2. Paar	1.	1,470	1,260
	2.	1,875	1,575
3. Paar	1.	2,50	1,80
	2.	2,55	1,95

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor:

1. Das Wachstum des Parasiten hat namentlich nach einer Richtung, in der Breite, stark eingesetzt. Während auf dem Jugendstadium die Länge sich zur Breite verhält wie 4 : 1, so haben wir hier nur mehr ein Verhältnis von 9 : 7. Die Länge ist also noch etwas größer. Je älter der Parasit aber wird, um so mehr verschwindet dieser Unterschied, um, wie wir weiter unten erfahren werden, gerade in die umgekehrte Proportion überzugehen.

2. Das eine der beiden in eine Cyste eingeschlossenen Individuen ist durchwegs etwas kleiner, während im Jugendzustand eine solche Differenz nicht zu konstatieren war.

Was die Form des Körpers betrifft, so hat sich die Dimension in dorso-ventraler Richtung im Verhältnis zu den andern Maßen etwas verschoben. Im Durchschnitt beträgt sie 0,825 mm. Die Ventralseite ist noch nicht flach geworden, vielmehr ist sie noch beträchtlich konvex.

Die Hautstacheln treten in Form von kleinen, plattenförmigen Gebilden auf (Taf. XI, Fig. 8). Genauere Studien an Schnitten zeigen deutlich, daß diese später in vier bis acht Teile zerfallen, welche in Gruppen zusammenstehen (Taf. XI, Fig. 7).

Der Mundsaugnapf liegt im allgemeinen noch terminal. Hingegen macht sich unverkennbar die Tendenz geltend, die Kante, welche sich bildet, wo Rücken- und Bauchfläche zusammenstoßen, nach einwärts zu ziehen (Taf. XI, Fig. 2). Das führt zur ventralen Abplattung und schließlichen Höhlung. Der Vorgang läßt sich an einem Gummiball veranschaulichen. Indem wir eine Seite des Balles einzudrücken beginnen, bildet sich eine Kante da, wo die beiden verschieden gewölbten Flächen zusammenstoßen. Je mehr man nun die ebenere Fläche eindrückt, um so mehr wird jener Rand nach der Höhlung hineingezogen. Als Ursache der ganzen Erscheinung beim Parasiten ist unzweifelhaft

die starke Ausdehnung der dorsalen Fläche zu betrachten, die ihrerseits ihre Erklärung in dem Bedürfnis nach Raumgewinnung für die heranwachsenden Geschlechtsdrüsen findet. Hinsichtlich der Größe des Mundsaugnapfes ist zu sagen, daß er proportional zu den übrigen Teilen eine starke Ausdehnung erfahren hat. Seine beiden Durchmesser betragen 0,225 mm und 0,180 mm. Die Mundhöhle selbst weist einen solchen von 0,075 mm auf. In demselben Maße hat auch der Pharynx an Größe zugenommen. Der Oesophagus hingegen bewahrt ziemlich die gleichen Dimensionen wie im Jugendstadium. Auch in bezug auf den Darm gilt das gleiche. Seine beiden Schenkel nehmen auch jetzt etwa zwei Drittel der Körperbreite ein. Die Oberfläche der Schenkel zeigt hingegen keine Ausbuchtungen mehr, und zudem werden die beiden Schenkelenden durch die sich vergrößernde Excretionsblase auseinander gedrückt.

Eine relativ große Veränderung hat das Excretionssystem sowohl nach Größe als Form erfahren. Zunächst hat sich zwischen den beiden Darmschenkeln eine Blase gebildet, die nach vorn in eine Spitze ausläuft und sich noch in einen dünnen Ast fortsetzt, der über die Stelle der Geschlechtsmündungen hinausreicht. Die auf dem Jugendstadium vorhandenen zwei Kanäle sind verschwunden. Bei größeren Individuen dieser Stufe beträgt die ganze Länge einschließlich der genannten Endigung 1,425 mm, während die größte Breite 0,45 mm mißt. Das terminale Hinterende des Tieres ist an den Präparaten nicht gut sichtbar. Hingegen konnte es am lebenden Tiere sehr gut in seiner Funktion beobachtet werden, was an andrer Stelle des nähern erörtert wird.

Am auffallendsten gestalten sich im Geschlechtsstadium die Genitaldrüsen und die Uteruswindungen. Der ganze Körper ist davon erfüllt. Einzig der Endsack des Uterus ist noch nirgends so stark entwickelt, daß er am Totalpräparat gesehen werden könnte. Es mag dies auch davon herrühren, weil er noch vollständig leer ist. Zu ganz enormer Ausdehnung sind die Dotterstöcke herangewachsen. Sie lassen bei ganz jungen Geschlechtsstadien noch die auf der früheren Stufe innegehabte Anordnung erkennen. Daß auf dieser Stufe die Genitaldrüsen eine solche Ausdehnung gewinnen, kann doch nur in Zusammenhang gebracht werden mit ihrer Funktion, d. h. mit der Produktion von Geschlechtsprodukten. Um einen Überblick über die Größenverhältnisse der Organe zu gewinnen, stelle ich deren Flächenmaße in einer Tabelle zusammen und füge gleichzeitig das Verhältnis zur ganzen Körpergröße in Prozenten ausgedrückt bei. Da es mir hier hauptsächlich daran gelegen ist, die Entwicklung der Geschlechts-

drüsen zum Ausdruck zu bringen, so kann ich es nicht unterlassen, in einer zweiten Tabelle die entsprechenden Verhältnisse des Verbreitungsstadiums zusammenzustellen. Die eingetragenen Maße beziehen sich auf ein Cystenpaar.

I. Geschlechtsstadium.

Rückenfläche mm²	Fläche der Hoden mm²	Prozent der ges. Fläche	Fläche des Keimstockes mm²	Prozent	Fläche der Dotterstöcke mm²	Prozent	Fläche der Genitaldrüsen in Prozent
4,229	0,235	5,5	0,720	17,3	0,646	15,3	38,1
4,382	0,253	5,8	0,540	12,3	0,621	14,1	32,2

II. Verbreitungsstadium.

Rückenfläche mm²	Fläche der Hoden mm²	Prozent	Fläche des Keimstockes mm²	Prozent	Fläche der Dotterstöcke mm²	Prozent	Fläche der Genitaldrüsen in Prozent
7,232	0,360	4,9	0,565	7,7	0,712	9,8	22,4
9,548	0,464	4,8	0,348	3,6	0,771	8,1	16,5

Ich bemerke ausdrücklich, daß die Zahlen auf mathematische Genauigkeit keinen Anspruch machen können. Gewonnen wurden sie auf doppeltem Wege. Einmal habe ich die Maße direkt am Totalpräparat genommen, um dann annäherungsweise die Fläche auszurechnen. Dann wurde das ganze Tier mit dem Zeichnungsapparat gezeichnet und die Fläche der Organe mit Pauspapier, das in Millimeter liniert war, gemessen. Die beiden Wege führten zu gut übereinstimmenden Resultaten, so daß diese Zahlen uns ein ziemlich zuverlässiges Bild der vorhandenen Flächenausdehnung der einzelnen Organe zu geben imstande sind. Es muß allerdings auch noch berücksichtigt werden, daß sich nicht alle Individuen gleich stark kontrahieren, und außerdem ist es namentlich auf der dritten Entwicklungsstufe schwer, die Hoden genau zu messen, da sie gewöhnlich durch ihr lockeres Gefüge sehr undeutliche Umrisse annehmen. Es wurden derartige Messungen und Berechnungen an mehreren Paaren von Tieren ausgeführt und in der Tabelle zu einem Mittelwert verrechnet.

Die Tabelle I, die uns die Werte auf dem Geschlechtsstadium darstellt, zeigt zunächst, daß die Geschlechtsdrüsen beim ersten Partner 38% von der Gesamtrückenfläche des Tieres einnehmen. Daran be-

teiligen sich namentlich der Keimstock mit 17% und die Dotterstöcke mit 15%; während die Hoden nicht mehr als 5% einnehmen. Beim zweiten Partner gestalten sich die Verhältnisse insofern etwas anders, als die Hoden mit 5,8% relativ größer sind, während die weiblichen Drüsen mit 12% und 14% bedeutend hinter denen des ersten Exemplares zurückstehen. Diese Erscheinung soll hier nicht weiter diskutiert werden; sie gehört in das Kapitel über den geschlechtlichen Dimorphismus.

Die Tabelle II bezieht sich auf das Verbreitungsstadium. Die Rückenfläche des Körpers hat sich verdoppelt. Dagegen nehmen die Geschlechtsdrüsen nur mehr 16—22% der Gesamtfläche ein. Das ist ein gewaltiger Unterschied zu den entsprechenden Zahlen in der Tabelle I. Prozentual nehmen auch die Hoden einen kleinern Raum ein, sind aber in Wirklichkeit stark gewachsen. Ich habe schon weiter oben angedeutet, woher dieses Verhältnis rührt. Es steht mit demjenigen der weiblichen Drüsen in starkem Widerspruch, läßt sich aber begreifen, wenn man die anatomische Beschaffenheit der männlichen Drüsen auf dieser Stufe in Betracht zieht. Die Fläche des Keimstocks ist prozentual bedeutend reduziert, und die entsprechenden Maße zeigen, daß er einen starken Rückgang erleidet; höchstens bleibt er auf demselben Stadium stehen. Ebenso zeigen die Dotterstöcke ähnliche Verhältnisse. Die ganze Zusammenstellung zeigt uns also:

1. Daß die Körperfläche sich stark vergrößert, nachdem der Parasit das Geschlechtsstadium verlassen hat.

2. Daß die Geschlechtsdrüsen von dem Momente an im allgemeinen sich nicht mehr vergrößern oder geradezu einem Rückgang anheimfallen.

Die hier in Zahlen dargestellten Verhältnisse zeigen sich schon bei der Betrachtung des Totalpräparates. Während das Individuum zur Zeit der Geschlechtstätigkeit von den Geschlechtsdrüsen ganz erfüllt erscheint, gewinnt man auf dem Verbreitungsstadium den Eindruck vom Vorhandensein großer, freier Zwischenräume, die zwar durch spärliches Parenchym ausgefüllt werden.

C. Verbreitungsstadium.

Da sich die früheren Autoren ausschließlich mit dieser Altersstufe befassen, so werde ich nur solche Verhältnisse hier besprechen, die von den Ergebnissen jener Autoren mehr oder weniger abweichen.

Die Größe der Individuen schwankt je nach dem Wirte. Die größten Parasiten fand ich auf *Fringilla coelebs.* Länge 6,3—7,2 mm,

Breite 6,8—8,5 mm. Auf *Passer domesticus* waren sie regelmäßig etwas kleiner. Länge 4,4—5,2 mm; Breite 4,6—5,4 mm. Die kleinsten Parasiten fand ich auf *Muscicapa grisola.* Länge 3,5—3,9 mm; Breite 3,8—4,3 mm. Es handelt sich dabei in jedem Falle um die gleiche Art, und ebenso wurden die Maße so genau als möglich auf der gleichen Entwicklungsstufe gewonnen, so daß die Ursache der Größenunterschiede des Parasiten wahrscheinlich in irgendwelchen Verhältnissen des Wirtes gesucht werden muß. Übrigens gibt KOSSACK S. 574 ähnliche Unterschiede an bei den Parasiten von *Sylvia simplex* und *Passer domesticus.*

Die Haut ist mit Stacheln besetzt, die im Gegensatz zum Jugendstadium über die Oberfläche hervorragen. Am Totalpräparat gewinnt man den Eindruck, wie schon MIESCHER schreibt, als sei die Oberfläche granuliert. Die Stacheln sind jetzt in Gruppen, die sich nicht immer in regelmäßigen Abständen folgen, angeordnet (Taf. XI, Fig. 7 *StGr*). Zu einer Gruppe vereinigt sind vier bis acht Stück. Die Bestachelung ist auf der dorsalen Fläche stärker als auf der ventralen. Namentlich bilden sich in der Umgebung des Mundsaugnapfes besonders dichte Stachelreihen, so daß man öfters geradezu von einem Stachelfelde sprechen könnte. KOSSACK erwähnt S. 574, daß die Stacheln in regelmäßigen Reihen angeordnet seien. Ich glaube nun nicht, wie ODHNER dies ausspricht, daß er die Stachelgruppen übersehen hätte, wenn sie überhaupt in seinem Material vorhanden waren. Vielmehr liegt die Möglichkeit vor, daß er ein Entwicklungsstadium vor sich hatte, bei dem die Gruppen noch nicht vollständig gebildet waren. Außerdem kann es auch vorkommen, daß bei schlecht konserviertem Material die Stacheln wie überhaupt die ganze Haut stark desorganisiert sind. Man sieht dann nur wenig Gruppen mehr und dazwischen öfters Einzelstacheln. Ihre Größe ist etwas verschieden; am häufigsten treten solche von 0,028—0,035 mm auf.

Der Mundsaugnapf liegt mehr oder weniger auf der Ventralseite (Taf. XI, Fig. 4). Ich habe weiter oben eine Erklärung dieser Lage im Zusammenhang mit der vorhergehenden Stufe gegeben. Seine Größe beträgt 0,3—0,45 mm im Durchmesser. Die Maße des Pharynx entsprechen nach meinen Messungen denjenigen, die ODHNER mit 0,113—0,145 mm angibt. Ich finde das Maß von KOSSACK (0,19 mm) tatsächlich etwas zu groß. Ebenso scheint mir die Länge des Oesophagus mit 0,226 mm zu groß, indem ich niemals mehr als 0,162 mm finden konnte. An der Einmündungsstelle in den Darm wird er etwas breiter. Sein Durchmesser am Anfang mißt 0,032 mm; unten beträgt

er 0,081 mm. Das Volumen des Darmes ist proportional dem der vorigen Stufe, indem seine Schenkel auch jetzt, wo der Parasit ungefähr auf die doppelte Größe herangewachsen ist, zwei Drittel des Durchmessers einnehmen. In bezug auf den Abstand der Schenkelspitzen vom Hinterende habe ich nicht unerhebliche Schwankungen wahrgenommen. Viele Exemplare zeigen ganz runde Endigungen, und in diesem Falle reichen die Schenkel nicht so weit nach rückwärts. Sind die Enden mehr zugespitzt, so ziehen sie sich bis nahe an das Hinterende. Ob es sich um Kontraktionserscheinungen handelt oder um Variationserscheinungen, kann ich nicht entscheiden. Jedoch sprechen verschiedene Gründe für das letztere.

Über den Darminhalt hat sich Miescher S. 11 ausgesprochen. Er schreibt von einem schön gelben, körnigen »Contentum«, das den Darm strotzend anfüllt. Meine Beobachtungen gehen nun dahin, daß am meisten Inhalt am Ende der ersten und auf der zweiten Entwicklungsstufe vorhanden ist. Nachher wird er spärlicher, was allerdings teilweise der Vergrößerung des Darmlumens zuzuschreiben ist. So viel aber scheint sicher zu sein, daß der Parasit auf der dritten Stufe keine Stoffe mehr in den Darm aufnimmt. Bei Exemplaren, die dem Ende der Entwicklung nahe sind, ist der Darm fast leer. Es ist anzunehmen, daß der Parasit frühzeitig einen Vorrat von Nahrungsstoffen zu sich nimmt, von dem er sich später nährt. Der Inhalt des Darmes besitzt ein körniges Aussehen und läßt sicher eine zellige Struktur erkennen. Daher ist es ausgeschlossen, daß die Nahrung dem Blute des Wirtes entnommen wird, da dem Parasiten zudem keinerlei Werkzeuge zur Verfügung stehen, um die Epidermis zu verletzen. Später bildet er eine eigene feste Umhüllung im Federfollikel. Darin sind naturgemäß keine Blutgefäße vorhanden. Die Cyste schließt die Bewohner ein und eine Nahrungszufuhr dürfte von da ab ausgeschlossen sein. So gewinnt die Auffassung, daß der Parasit die Nahrung frühzeitig aus den Bestandteilen der Federseele entnimmt, an Wahrscheinlichkeit.

Das Excretionssystem beginnt am caudalen Zapfen mit einem ventral gelegenen Porus (Taf. XI, Fig. 4 *EP*). Das muskulöse Gewebe jener Endigung wird von einem engen Kanal durchzogen (Taf. XI, Fig. 13). Sowie er das Körperparenchym erreicht, beginnt sich der Kanal zu einer Blase zu erweitern. Diese verlegt sich mehr nach der dorsalen Seite, wo sie den Raum zwischen den Darmschenkeln ausfüllt. Auf der Höhe der Genitalpori wird die Blase enger, und kurz vor jenen Öffnungen treten die Wände der Blase zusammen, ziehen indessen noch ein kurzes Stück als einziger Gefäßstamm weiter. Sehr

interessant gestaltet sich die Tätigkeit der Excretionsblase im Leben. Sie verengt und verlängert sich zugleich. In dieser Stellung kann sie sekundenlang verharren, um dann wieder langsam zur alten Form zurückzukehren. Diese Bewegung steht zweifellos im Zusammenhang mit der Funktion, indem man beim Zusammenziehen einen schwachen Strom nach dem Porus hin wahrnehmen kann. Die Excretionsstoffe selbst bilden eine helle Flüssigkeit, in welcher zahlreiche kleine, stark lichtbrechende Körnchen enthalten sind. Von ähnlicher Zusammensetzung hat auch Willemoes-Suhn die Excretionsstoffe bei *Collyriclum faba* erkannt.

Wichtig ist nun der terminale Zapfen. Er besitzt im Leben eine große Bewegungsfähigkeit, indem er vorgestoßen und zurückgezogen werden kann. Damit aber ist seine Bewegungsmöglichkeit noch nicht erschöpft. Im vorgestülpten Zustande kann er sich tellerartig verbreitern. Indem der Zapfen die ebene Fläche auf die Unterlage drückt, schiebt sich der Körper vorwärts. Über die Anwesenheit von Muskeln wird an andrer Stelle gesprochen. Besonders günstige Präparate lassen diesen Teil mit aller Deutlichkeit erkennen. Er macht vollständig den Eindruck von einem flachgedrückten Saugorgan, wobei allerdings gesagt werden muß, daß es ausgeschlossen ist, dasselbe als Saugorgan im morphologischen Sinne zu deuten.

Von den Genitalien ist am Totalpräparat im allgemeinen nur die Lage genau zu erkennen. Namentlich schwierig ist es, die Mündungen der Leitungswege zu sehen. Man kann sich darüber noch am besten am lebenden Objekt ein klares Bild machen, indem durch die Bewegung die Genitalorgane hervortreten. Die beiden Genitalpori liegen etwas vor der Mitte und sind regelmäßig aus der Medianlinie seitlich herausgeschoben. Beide Pori liegen nebeneinander und befinden sich je auf einer papillenartigen Erhöhung. Die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung auf einer Vorstülpung bedingt die Bildung eines relativ langen mit vielen zellartigen Anhängen ausgekleideten Kanales. An die Öffnung dieses Ganges legt sich von der Seite her der Cirrusbeutel, der ebenfalls in einer Erhöhung endigt. Ich begreife ganz gut, wenn Kossack, S. 576, keine solchen Erhebungen gesehen hat. Solange ich konserviertes Material untersuchte, konnte ich selbst auf Schnitten nichts Derartiges entdecken. Ebenso konnte ich am frischen Material feststellen, daß das von Kossack beschriebene und gezeichnete Genitalatrium nicht vorhanden ist. Durch Kontraktion der Mündungsteile aber kann ein solches vorgetäuscht werden. Mit besonderen Schwierigkeiten ist die Erkennung dieser Verhältnisse auf dem dritten Ent-

wicklungsstadium verbunden. Der Endsack des Uterus, der beim einen Partner besonders mit Eiern vollgepfropft ist, macht das Objekt an dieser Stelle undurchsichtig.

Die von den früheren Autoren im allgemeinen falsch gedeuteten Genitaldrüsen wurden von Kossack richtig erkannt und beschrieben. Dagegen ist seine Angabe in bezug auf die Hoden S. 575 nicht ganz genau. Ihre Lage ist nicht konstant, und zwar, wie ich durch Vergleichung sehr vieler Individuen herausgefunden habe, nach einem bestimmten Gesetz. Je mehr der Körper nämlich in die Breite auswächst, um so weiter werden die Hoden nach vorn gezogen und um so mehr nähern sie sich den Seitenrändern. Dieser Vorgang läßt sich verfolgen von der Jugendform aus, wo die Hoden, wie es beschrieben wurde, unmittelbar hinter den Darmschenkelendigungen liegen. Ferner sind die Hoden am vorderen Ende etwas schmaler und gehen dort schließlich in die Samenleiter über, was schon am Totalpräparat zu sehen ist.

Was den Keimstock betrifft, so ist zunächst über seine Lage zu sagen, daß er im vorderen Körperdritteil liegt. Die Medianlinie wird in der Regel vom Schalendrüsenkomplex innegehalten. Am häufigsten liegt der Keimstock unmittelbar rechts über der Schalendrüse. Hingegen kann er auch, zwar seltener, links davon liegen. Damit in Übereinstimmung ist auch eine gewisse Verschiedenheit in der Lage der Uterusschlingen. Liegt der Keimstock rechts von der Schalendrüse, so befinden sich die Uterusschlingen hauptsächlich auf der linken Seite und umgekehrt. Ob es sich hier um einen Situs inversus handelt, wie Looss ihn für die Formen mit median gelegenen Geschlechtsdrüsen beschreibt, möchte ich noch nicht entscheiden. Eigenartig ist die Gestalt des Keimstockes insofern, als er sehr stark gelappt ist, viel stärker als bei irgend einer andern mir bekannten Trematodenform. Was Kossack über ihn in dieser Beziehung aussagt, stimmt; nur sind die einzelnen Follikel, die den Verzweigungen aufsitzen, nicht einfache, rundliche Körper. Sie sind vielmehr birnförmig und gehen mit ihrem Stiel direkt aus dem Hauptstamm hervor, so daß man diese Art der Verzweigung als Auswüchse des Stammes auffassen kann. An jedem der drei Äste sitzen fünf bis sieben solcher einzelner Knollen.

Der Schalendrüsenkomplex liegt wie angedeutet in der Medianlinie und befindet sich tiefer im Körper als der Keimstock. Er liegt der Mitte des letzteren direkt an, so daß der von oben einmündende Keimgang ganz kurz ist.

Der Laurersche Kanal ist am gefärbten Präparat weniger gut

zu sehen als am lebenden Objekt. Hier sieht man, wie er sich aus dem Schalendrüsenkomplex erhebt und zugleich nach rückwärts zieht; dabei aber immer mehr sich der Oberfläche nähert. Bei Individuen, die sich in der Zeit der geschlechtlichen Funktion befinden, ist er auffallend verschiebbar. Er ist sodann namentlich in seinem oberen Teile stark gewunden. Der Kanal hat in seinem ganzen Verlaufe ein milchig weißes Aussehen, das durch die im Innern vorhandenen Spermamassen verursacht wird. Er wird beständig vorwärts und rückwärts verschoben, wodurch die Samenfäden sich deutlich dem Centralraum zu bewegen. Die genauere Beschreibung dieses Organes wird im anatomischen Teile gegeben. Hingegen muß ich hier auf einen Umstand aufmerksam machen, der sich auf die Kossacksche Arbeit bezieht. Der Autor schreibt S. 576: »Receptaculum seminis und Laurerscher Kanal sind vorhanden.« Dabei geht aber weder aus der Beschreibung noch aus der Zeichnung hervor, wo Kossack dieses Receptaculum sieht. Vielfach wird das Receptaculum bei ähnlichen Verhältnissen als der sich später bildende Endkomplex des Laurerschen Kanales angesehen. Ich werde später nachweisen, daß für jenen Teil eine solche Deutung nicht zulässig ist und verweise auf das Kapitel über den Laurerschen Kanal.

Der Uterus nimmt seinen Ursprung aus dem Centralraum der Schalendrüse und begibt sich, nachdem er zunächst nach vorn eine kleine Schlinge gebildet hat, in unbedeutenden Krümmungen direkt nach hinten bis dicht an den Hinterrand. Dieser Teil des Uterus liegt mehr ventral. Er erhebt sich von da an nach der dorsalen Fläche und bildet auf der rechten Körperseite zahlreiche Schlingen. Indem er sich nach der andern Seite hinüberwendet, senkt er sich wieder in die Tiefe des Körpers. Noch ganz seitlich beginnt er dicker zu werden und biegt schließlich unter dem linken Darmschenkel in den mittleren Raum ein, wo er sich gerade nach vorn zieht, dabei an Breite zunehmend. Diese Verhältnisse scheinen für die Art konstant zu sein, und die Zahl der Uterusschlingen wird kaum variieren, trotzdem es öfters den Eindruck macht, als seien sie bei den einen Individuen viel zahlreicher. Es ist dies aber nur eine Täuschung, indem im jüngeren Geschlechtsstadium die Windungen viel enger aneinander liegen, während sie später auf größere Räume verteilt sind. Kossack schreibt S. 576: »Der Uterus öffnet sich nicht terminal zum Porus; sondern er reicht ein Stück über diesen hinaus, auf diese Weise einen weiten Blindsack bildend.« Das ist nun vollständig richtig. Ich erwähne diese Erscheinung besonders deshalb, weil sie ein Licht wirft auf die Frage der Entleerung der Eier. Sofern die gebildeten Eier in ununterbrochener

Reihenfolge den Uterus passieren würden, um nach außen zu gelangen, wäre eine derartige Einrichtung dem Zwecke nicht entsprechend, da in diesem Blindsack die Eier sicherlich sich stauen und dort verbleiben würden. Wenn man anderseits aber bedenkt, daß der Parasit geradezu bestrebt sein muß, die Eier nicht nach außen gelangen zu lassen, was im Abschnitt über Entwicklung noch näher ausgeführt wird, so ist die Gegenwart einer Enderweiterung des Uterus sicher dazu angetan, die Eier zurückzuhalten.

Die Bewegungen des Uterus sind nach MIESCHER (S. 16) äußerst auffällig, wobei Lageveränderungen des Organes erreicht werden. Durch diese Tätigkeit wird die Eimasse beständig bewegt. Sie wird bald da und bald dort zusammengedrängt und verursacht dann eine knollenartige Auftreibung des Uterus, so daß dieser in solchen Momenten ein sehr unregelmäßiges Aussehen besitzt. Die Eier bewegen sich deutlich dem Uterusende zu, wo sie sich ansammeln und die Erweiterung desselben zum eigentlichen Sacke bewirken. Solange man die Tiere nicht voneinander reißt, kann kein Ausfließen der Eier beobachtet werden. Sobald sich die beiden Partner aber trennen, ergießen sich die Eimassen in Form eines bräunlichen oder weißlichen Bandes nach außen.

Von einem Gefäßsystem, wie es MIESCHER S. 11 beschreibt, konnte ich nichts entdecken. Ich bin fast geneigt anzunehmen, daß es sich bei den von MIESCHER beschriebenen Hauptstämmen um die dorsoventralen Muskelzüge handelt, die tatsächlich in der Umgebung der Darmschenkel besonders deutlich sich zeigen. Die vermeintlichen Hohlräume, die MIESCHER als zum Gefäßsystem gehörend bezeichnet, sind wahrscheinlich Parenchymlücken, die namentlich bei älteren Stadien groß werden können. Über die Dotterstöcke auf dem Verbreitungsstadium kann ich auf die von KOSSACK gegebene Beschreibung verweisen. Hervorzuheben ist nur, daß die Vitellinen dorsal hart an der Oberfläche liegen.

III. Anatomie.

A. Beschaffenheit der Cyste.

In der Literatur ist über diesen Gegenstand wenig zu finden, und doch ist eine genaue Kenntnis der Cystenbeschaffenheit von Wichtigkeit, weil sie uns über den Infektionsmodus Aufschluß zu geben imstande ist. MIESCHER beschreibt S. 6 die Cyste als häutigen Balg, der unmittelbar unter der äußeren Haut liegt. Die Wandungen sind dick und derb. Die innere Oberfläche ist glatt, ähnlich der einer serösen

Haut. So viel läßt sich durch eine makroskopische Betrachtung ermitteln. Um aber auch über den anatomischen Bau zu einem klaren Bilde zu gelangen, sind Schnitte notwendig. Taf. XII, Fig. 31 zeigt einen solchen durch eine noch relativ junge Cyste. Zunächst ist hervorzuheben, daß die Vogelhaut die Cyste nach außen bedeckt. Durch Vergleichung verschieden weit entwickelter Cysten wird es klar, daß die Haut in der Umgebung des Follikels durch das Wachstum des Parasiten, sowie durch die Bildung der Cystenwand, kugelförmig aufgetrieben wird. Auf der höchsten Erhebung befindet sich in jedem Fall eine Öffnung. Der Umstand, daß sie immer dieselbe Lage einnimmt, deutet darauf hin, daß sie nicht durch den Parasiten verursacht wurde, da sonst sicher eine gewisse Inkonstanz in bezug auf die genaue Lage entstehen würde. Wie aus dem Abschnitt über Entwicklung hervorgeht, sind es die Federfollikel, die dem Parasiten als Wohnung dienen, und die Veränderungen, die letztere erleiden, nachdem die Infektion stattgefunden hat, können nur durch den Parasiten selbst verursacht werden. Der Eingang der Cystenöffnung ist ausgekleidet durch das Stratum corneum und das Stratum Malpighi der Vogelepidermis. Letzteres bildet am Eingang in die Cyste durch Verdickung einen ringförmigen Wulst. Sobald sich die Öffnung zur Höhle zu erweitern beginnt, werden die genannten zwei Schichten auf minimale Dicke reduziert. Sie vereinigen sich schließlich zu einem die Innenfläche der Cyste auskleidenden sehr dünnen Belag. Dieser enthält eine einzige Zellschicht, die sich vom übrigen Gewebe noch deutlich abhebt, und deren Zellen eine länglich plattgedrückte Form besitzen. Auf diese dünne Schicht folgt ein dickes, zelliges Gewebe, das prinzipiell sich von der Cutis nicht unterscheidet. Diese Schicht, die ihrer Beschaffenheit nach offenbar ein verändertes Bindegewebe darstellt, bildet die eigentliche Cystenwand. Bei den Cysten jüngerer Entwicklungsstadien sieht man deutlich, wie nach außen das Gewebe lockerer wird und in die gewöhnliche Cutis übergeht. Auf Schnitten durch ältere Cysten hingegen findet der Übergang plötzlich statt. Solange die Vogelhaut noch nicht emporgewölbt wird, befindet sich rings um die Cystenöffnung herum noch eine Schicht von Bindegewebe von beträchtlicher Stärke. Je älter aber die Cyste wird, um so mehr verschwindet es an den genannten Stellen bis zum völligen Schwund, so daß das dichtere Cystengewebe in größerer Dicke sich dem Stratum Malpighi anlegt.

Bei älteren Cysten konnte ich meistens beobachten, daß der dünne innere Wandbelag gelockert und zottig erscheint. Diese Beschaffenheit ist aber erst nachträglich entstanden, und zwar sehr wahrscheinlich

durch den Reiz, den die Stacheln des Parasiten ausüben, indem sie direkt in diese Schicht eindringen.

Wenn wir zum Schlusse diese eben geschilderten Verhältnisse in Parallele mit den entsprechenden der Federfollikel ziehen, so zeigt sich eine überraschende Übereinstimmung. Die Auskleidung des Follikels ist durch den vom Parasiten verursachten Reiz zu abnormalem Wachstum angeregt worden und liefert schließlich die dicke und elastische Cystenwand.

B. Männliche Genitalien.

Bevor ich über die anatomische Beschaffenheit der männlichen Geschlechtsorgane spreche, möchte ich noch einige Bemerkungen allgemeiner Natur einschalten. Es scheint bei den Trematoden häufig vorzukommen, daß die männliche Reife der weiblichen vorausgeht. Da ich im Laufe meiner Untersuchungen darauf hingeführt wurde, die einzelnen Stufen der Entwicklung des Parasiten scharf auseinander zu halten, so konnte ich ebenfalls über die bezüglichen Verhältnisse genauere Beobachtungen machen.

Zunächst schien mir die männliche Reife tatsächlich der weiblichen vorauszugehen. Ich konnte öfters auf dem Geschlechtsstadium feststellen, daß die Vesicula sem. mit Sperma angefüllt war, während das Uterusende, das in diesem Moment zwar noch wenig entwickelt ist, gar keine Eier enthält. Ebensowenig konnte ich in den Endteilen der weiblichen Genitalien Sperma wahrnehmen. Es dürften übrigens zu dieser Zeit nicht einmal alle Uterusschlingen fertig ausgebildet sein. Da nun Looss analoge Erscheinungen schon beschrieben hat, und die Entwicklung der Uterusschlingen durch den Einfluß der eindringenden Spermafäden sich erklärt, so könnte man auch im vorliegenden Fall, wie schon angedeutet, zur Erklärung die zeitlich verschiedene Entwicklung der männlichen und weiblichen Keimdrüsen heranziehen. Nun hat mir aber die Untersuchung gezeigt, daß die weitere Entwicklung des Uterus von der Schalendrüse aus begonnen hat, ehe noch das Lumen der im hinteren Teil befindlichen Schlingen gebildet ist. Ja, es finden sich im Anfangsteil befruchtete Eier in einem Moment, wo der Endsack noch sehr klein und absolut leer ist. Die Befruchtung kann in diesem Fall nur durch den Laurerschen Kanal sich vollziehen, und die weiblichen Geschlechtsprodukte werden in der Tat nicht merklich später reif als die männlichen.

Solange man eine Befruchtung ausschließlich durch das Uterusende annimmt, wird man allerdings die früher eintretende männliche

Reife als notwendig ansehen müssen. Ist aber die Möglichkeit einer Befruchtung durch den LAURERschen Kanal bewiesen, so wird die Annahme einer Protandrie unnötig. Ich kann, gestützt auf eingehende Untersuchungen, in der zeitlichen Entwicklung der Anlage der Geschlechtsdrüsen keine Differenzen finden. Männliche und weibliche Drüsen entwickeln sich sozusagen miteinander, auf jeden Fall so, daß von einem zeitlichen Unterschied, der irgend eine Bedeutung in den Befruchtungsverhältnissen erlangen könnte, nicht zu sprechen ist. Daß das Sperma in den männlichen Leitungswegen bei einer Befruchtung auf dem Wege des LAURERschen Kanales in einem Zeitpunkt auftritt, wo die Endteile des weiblichen Organes noch vollständig leer sind, ist unter diesen Verhältnissen natürlich. (Vergleiche »Zur Funktion des LAURERschen Kanales« S. 501.)

Damit wende ich mich zur Besprechung der einzelnen Teile der männlichen Genitalien. Es folgen sich von innen nach außen: Hoden, Vasa efferentia, Vas deferens, Vesicula seminalis, Ductus ejaculatorius, Cirrus und Cirrusbeutel.

1. Die Hoden.

Die Größe der Hoden schwankt je nach der Größe des Individuums und je nach dem Alter. Auf dem Verbreitungsstadium kann man als mittlere Größe angeben: Länge = 0,6 mm, Breite = 0,315 mm. Im Geschlechtsstadium sind sie durchweg bedeutend kleiner. Länge = 0,31 mm, Breite = 0,245 mm. In der anatomischen Beschreibung müssen die einzelnen Altersstadien scharf auseinander gehalten werden.

a) Geschlechtsstadium. Der ovale Hoden ist umschlossen von einer zarten, strukturlosen Membran, der Tunica propria. Sie ist vollständig durchsichtig und bildet sich erst, nachdem die Elemente des Hodens sich im Parenchym herauszuformen beginnen. Was die Herkunft des Bildungsmateriales der Tunica betrifft, bin ich zur Überzeugung gelangt, daß sie durch Aneinanderlegen von feinen Parenchymfasern entsteht. Auch später verschwindet die Verbindung mit dem umliegenden Gewebe nicht ganz. LOOSS spricht bei *Dist. italicum* von Parenchymfasern und Muskeln, die sich tief in die Oberfläche der Hoden einsenken. Auf einem frühen Jugendstadium sind die Hoden sehr klein. Länge = 0,122 mm, Breite = 0,042 mm. Das Innere besteht aus einer Anzahl durchaus gleichartiger, runder Zellen, die nicht etwa dicht gedrängt, sondern mehr locker angeordnet sind. Der Durchmesser einer solchen Zelle mißt im Mittel 0,0035 mm. Zunächst fällt es auf, daß der Kern in den einzelnen Zellen ein abweichendes Ver-

halten zeigt. Die einen besitzen einen großen Einzelkern und sind durch eine stark gefärbte, relativ dicke Schicht umschlossen. Die andern hingegen besitzen drei bis sechs kleinere Kerne. Zugleich hebt sich die ganze Zelle nicht mehr so scharf ab, und die Zwischensubstanz ist bedeutend heller, d. h. weniger stark gefärbt. Wenn es auch nicht möglich ist, darin Teilungslinien wahrzunehmen, so kann es sich doch nur um einen solchen Vorgang handeln. Der Kern hat in gewissen Zellen die Teilung schon vollzogen, und es ist anzunehmen, daß sich diese Teilprodukte im Laufe der Entwicklung zu je einer Samenmutterzelle ausbilden, wodurch der Hoden als Ganzes eine bedeutende Ausdehnung erfährt. Gleichzeitig mit dieser Veränderung im Innern erlangt auch die Tunica propria ihre vollständige Ausbildung als Membran.

Mit der Vollendung des geschilderten Vorganges tritt der Hoden in eine Entwicklungsphase ein, die die Bildung der Spermatozoen herbeiführt. An der inneren Fläche der Tunica haben sich Zellen angeordnet, die sich von den übrigen im Centrum gelegenen deutlich abheben. Sie zeichnen sich durch intensivere Färbung, durch ihre scharfen Umrisse und endlich dadurch aus, daß sie im Innern eine gekörnelte Struktur erkennen lassen. Spermafäden sind noch nicht gebildet worden. Ein ganz andres Bild zeigt das Innere des Hodens. Hier haben sich die einzelnen Samenmutterzellen zu Gruppen von drei bis fünf zusammengetan. Die Grundsubstanz ist schwach gefärbt und durchaus hyalin. Als Ganzes ist eine solche Gruppe nicht begrenzt; wohl aber ist jede einzelne Samenmutterzelle unschwer zu unterscheiden. Nach und nach verschwinden nun aber auch diese Zellumrisse, und wir finden in eine allgemeine Grundsubstanz eingebettet die Spermafäden. Diese letzteren bilden sich zuerst in Bündeln, die erst später in die einzelnen Fäden zerfallen. Man sieht nun im ganzen centralen Teil des Hodens die einzelnen Samenfäden oder ganze Bündel in der gleichmäßig gefärbten, hyalinen Grundsubstanz eingebettet liegen. In diesem Zeitpunkte treten nun die ersten Samenfäden in den Leitungswegen und in der Vesicula seminalis auf, und damit beginnt, trotz des noch nicht fertig ausgebildeten Uterus, der Befruchtungsvorgang, und solange dieser dauert, dürfte die Beschaffenheit der Hoden auch nicht verändert werden, höchstens können sie noch eine gewisse Volumenvergrößerung erfahren.

b) Verbreitungsstadium. In einem bestimmten Momente, der für die Hoden früher als für die übrigen Genitaldrüsen eintritt, beginnt im anatomischen Bau sich eine Veränderung zu vollziehen.

Die Zellen und Spermamassen sind bedeutend spärlicher geworden. Die einzelnen Samenmutterzellen sind nicht mehr zu unterscheiden, uud es darf angenommen werden, daß sie sich in der Spermaproduktion aufgebraucht haben. Das beweisen auch die vielen erst jetzt entstandenen Hohlräume im Innern. Zwar sind dieselben vorderhand noch nicht vollständig leer, indem mehr oder weniger Samenfäden längs der Peripherie sichtbar sind. Später allerdings trifft man zum größten Teil nur mehr leere Hohlräume an. Was die Tunica propria betrifft, so ist sie zu einem äußerst dünnen Gebilde geworden, das stellenweise geradezu aufgelöst ist, wo die noch vorhandenen Reste des Innern ins umliegende Parenchym hinaustreten. Es dürfte dieser Umstand auch zur Erklärung der manchmal häufig vorkommenden männlichen Geschlechtszellen im Endkomplex des Laurerschen Kanales herangezogen werden. Solche Überreste lassen sich überhaupt an weit vorgeschrittenen Verbreitungsstadien im Körperparenchym häufig auffinden, was jedenfalls auf ein baldiges Auflösen des Körpers hindeutet.

2. Vasa efferentia.

Auf dem Geschlechtsstadium sind die Hoden eher eiförmig, indem der nach vorn gerichtete Pol zugespitzt ist. Auf Schnitten und bei günstigen Totalpräparaten läßt sich nun konstatieren, daß dieser Teil allmählich in die Vasa efferentia übergeht. Unmittelbar nachdem sich der Übergang der Hoden in die Leitungswege vollzogen hat, biegen letztere in scharfer Krümmung nach der Medianlinie, um in geradem Verlaufe die Vereinigungsstelle zum Vas deferens zu erreichen.

Die beiden Vasa efferentia sind außerordentlich zarte Kanäle, die nur während der Geschlechtstätigkeit persistieren. Im späteren Entwicklungsstadium sind sie entweder ganz verschwunden, oder es lassen sich nur mehr einzelne Teilstücke erkennen. Es geht daraus klar hervor, daß die Leitungswege eine Reduktion erleiden, nachdem der Parasit das Geschlechtsstadium verlassen hat. Diese Tatsache muß deshalb erwähnt werden, weil sie eine geschlechtliche Tätigkeit auf dem Verbreitungsstadium widerlegen, so daß die dauernde ventrale Lagerung kaum zum Zwecke der Begattung erfolgen wird, was weiter unten noch näher ausgeführt wird. Ich habe in der Vesicula seminalis allerdings häufig noch Sperma beobachtet, obwohl die Samenleiter schon vollständig zurückgebildet waren. Es kann dies aber nur solches Sperma sein, das zu einer Zeit eingewandert ist, wo der Zusammenhang mit den Hoden noch nicht unterbrochen war. Es ist nun ganz wohl mög-

lich, daß von dem hier vorhandenen Sperma bei der später folgenden ventralen Lagerung der beiden Individuen solches in den Uterussack des Partners gelangt. Für die Befruchtung aber dürften diese Spermareste kaum mehr eine Rolle spielen.

3. Vas deferens.

Der gemeinsame Samenleiter ist wenig entwickelt. Seine Länge beträgt 0,12 mm, seine Breite = 0,0105 mm. Von der Vereinigungsstelle der beiden Vasa efferentia aus beginnt er sich in schwache Krümmungen zu legen. In seinem Endteile, bevor er in die Vesicula seminalis eintritt, wird er von den sich hier schließenden Wänden des Cirrusbeutels eingefaßt. Zur Zeit der Geschlechtsreife ist er reichlich mit Sperma gefüllt.

4. Vesicula seminalis.

Die Vesicula seminalis hat im allgemeinen Flaschenform mit stark erweitertem Halsteil. Das breitere Ende sitzt auf dem Grunde des Cirrusbeutels. Die Wand der Vesicula besitzt namentlich am hintern Teil eine kräftige Muskulatur. Ob die Innenfläche an Stelle der Cuticula ein Cylinderepithel, wie dies Leukart bei *Dist. hepaticum* beschrieben hat, trägt, kann ich mit Sicherheit nicht feststellen. Eine etwas abweichende Beschaffenheit fiel mir namentlich am vorderen Teil auf; ich schreibe diese aber den feinen Endigungen der Prostatadrüsen zu; denn Zellkerne konnte ich nicht entdecken.

5. Pars prostatica.

Die einzelnen Prostatadrüsen erfüllen fast den ganzen Raum des Cirrusbeutels. Sie münden hauptsächlich in den Ductus ejaculatorius. Eine Ausweitung des Cirrusbeutels an dieser Stelle findet nicht statt. Die Drüse selbst besteht aus einem ovalen Drüsenteil und einem feinen Fortsatz, der die Wandungen der Vesicula und des Ductus ejaculatorius durchsetzt, um in deren Hohlräumen mit einer kleinen Hervorragung zu endigen.

6. Ductus ejaculatorius.

Dieser Teil der männlichen Genitalien ist sehr kurz. Er besitzt eine Länge von 0,0175 mm und ist schwach gewunden und äußerst englumig. Vorn geht er über in die Samenrinne, und hinten erweitert er sich plötzlich zum Halsteil der Vesicula. Auffällig sind die Wände des Kanales, insofern sie stark entwickelt sind und eine feine

quere Strichelung aufweisen. Bei genauerer Untersuchung stellte es sich heraus, daß es äußerst dünne Fäden sind, die die Wandung quer durchsetzen. Diese Fäden bilden wie schon angedeutet die Fortsätze der Prostatadrüsen. Nach der allgemeinen Auffassung sollen die einzelligen Drüsen ein Secret absondern, um die Samenfäden in eine flüssige Masse einzubetten. Nach den eben skizzierten Verhältnissen erscheint mir eine solche Erklärung vollständig ausreichend zu sein.

7. Der Cirrus.

Der Cirrus ist nicht stark entwickelt. Es ist mir bei der Beobachtung lebenden Materiales nie gelungen, ihn im vorgestülpten Zustande zu sehen. Von den vielen Schnitten zeigen nur drei Individuen den Cirrus in der vorgestoßenen Lage. Auffallend ist es, daß er in den zwei Lagen nicht die gleiche Form zeigt. Im ersten Fall erscheint er langgestreckt mit einer ganz schwachen Verdickung am Vorderende. Seine zweite Form aber zeichnet sich besonders durch das keulenförmig verdickte Vorderende aus. Auf der Mitte der Fläche des verdickten Endes mündet der Samengang durch eine relativ weite Öffnung. Die Länge des eingezogenen Cirrus beträgt 0,122—0,235 mm, die Breite 0,021—0,032 mm. Die Cuticula hat, abgesehen von Stacheln, die gleiche Beschaffenheit wie die Körperbedeckung und ebenso der Muskelschlauch, wobei die Muskelzüge aber allgemein schwach entwickelt sind. Das Parenchym bildet wie im übrigen Körper Maschen, die im Cirrus weiter sind. Bei ganz jugendlichen Exemplaren ist das Maschenwerk englumig. Es verhält sich also ganz ähnlich wie das Körperparenchym, das bei zunehmendem Alter immer weitlumiger wird.

8. Der Cirrusbeutel.

(Tafel XII, Fig. 29 und 30.)

Der Cirrusbeutel schließt wie schon bemerkt die Vesicula seminalis in sich. Es liegen in dieser Beziehung also analoge Verhältnisse vor, wie sie Leukart S. 220 bei *Dist. hepatic.* beschreibt. Er bildet einen Sack, der sich unmittelbar am Grunde der Vesicula schließt. Sein Längsdurchmesser beträgt je nach der Größe der Individuen 0,357 bis 0,684 mm. Seine größte Breite bewegt sich zwischen 0,095 und 0,186 mm. Die Beutelwand ist relativ schwach entwickelt und ist von Längsmuskeln und ganz schwachen Radiärmuskelzügen gebildet. Dagegen gehen von der Wand sowohl nach außen als auch nach innen verhältnismäßig reiche Muskelzüge ab. Zunächst sehen wir in den beiden Winkeln, welche durch die Beutelwand und die Hautcuticula

gebildet werden, starke Muskelzüge von einer Wand zur andern ziehen. Nach außen scheinen sie an den Hautmuskelschlauch anzuschließen, und nach innen gehen sie über in die Beutelwand. Dieses Muskelwerk befindet sich im ganzen Bereich des Cirrusbeutels. Im Innern des Organes finden wir in bezug auf die Muskeln ungefähr das gleiche Bild. Hier lösen sich von der inneren Wandfläche einzelne Faserzüge, durchsetzen den von den Prostatadrüsen ausgefüllten Raum und schließen sich von außen an den Cirrus und die Vesicula. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß diese relativ reiche Muskulatur die Beweglichkeit des ganzen Organes bedingt. Dabei kann man infolge der bestimmten Anordnung der Muskeln annehmen, daß die äußeren zur Bewegung des Beutels dienen, während die inneren den Cirrus selbst bewegen.

Was nun die Mündung der männlichen Geschlechtsorgane nach außen betrifft, so ist dieselbe am Totalpräparat schwer zu erkennen. Doch kommt es auch hier darauf an, ob man altes, konserviertes Material oder lebendes zur Verfügung hat. Dieser Umstand ist auch wichtig in der Beurteilung, ob ein Genitalatrium vorhanden sei oder nicht. Solange ich nur konserviertes Material zur Beobachtung besaß, erhielt ich den Eindruck von einer ganz kleinen Einsenkung an der Mündungsstelle. Zum gleichen Resultat gelangte auch Kossack, wenn er S. 575 von einem kleinen Genitalatrium schreibt. Er gibt davon Taf. XV, Fig. 24 eine Abbildung. Doch muß ich gestehen, daß diese Figur von den tatsächlichen Verhältnissen nur ein unvollkommenes Bild gibt. Schon Miescher, der seine Untersuchungsresultate noch auf keine Schnitte stützen konnte, dafür aber frisches Material bearbeitete, beschreibt die morphologischen Verhältnisse S. 44 eingehend und gibt davon auch eine sehr instruktive Abbildung in Fig. VII. Es ist durchaus richtig, daß sich der Cirrusbeutel als rundlicher, undurchsichtiger Körper von der Seite her über den Endsack des Uterus herüberlegt. Ferner wurde vom gleichen Autor ganz richtig erkannt, daß die männlichen Genitalien in einer zitzenförmigen Hervorragung münden. Diese Hervorragung wird nun allerdings nicht durch den Cirrus gebildet, sondern durch eine muskulöse Anschwellung des Cirrusbeutels. Von einem Genitalatrium ist also wirklich keine Rede.

C. Weibliche Genitalien.

Der allgemeine Entwicklungsmodus dieser Organe ist an andrer Stelle schon erwähnt worden. Hier müssen die anatomischen Verhältnisse noch näher erörtert werden, um so mehr, als sich in gewissen

Teilen auf den verschiedenen Altersstufen ganz charakteristische Merkmale zeigen.

1. Der Keimstock.

In der ersten Anlage erscheint der Keimstock eher etwas später als die Hoden. Dafür ist aber die Zeit der Entwicklung bis zur vollen Reife kürzer, so daß beim Freiwerden der Samenfäden die weiblichen Keimzellen bereits der Befruchtung harren. Da sich der Keimstock für die Untersuchung der einzelnen Entwicklungsphasen als ganz besonders günstig erweist, werde ich drei Stadien aus der ganzen Entwicklung herausgreifen, nämlich:

a) Vor der Geschlechtsreife.
b) Während der Geschlechtsreife.
c) Nach der Geschlechtsreife.

a) Vor der Geschlechtsreife. In Taf. XII, Fig. 16 habe ich die anatomische Beschaffenheit des Organes auf dieser Stufe seiner Entwicklung dargestellt. Zunächst ist festzustellen, daß der Keimstock noch relativ klein und unverzweigt ist. Er ist umkleidet von einer hyalinen Membran. Die äußere Partie dieser Membran ist sehr zart und wenig färbbar. Nach innen folgt eine stark gefärbte Lamelle, die sich von den anliegenden Keimzellen scharf abhebt. Die Wandungen des Keimganges bilden die direkte Fortsetzung dieser Membran. Was nun das Ovar selbst betrifft, so besteht es aus einer großen Zahl von gleichmäßig in eine besondere Grundsubstanz eingebetteten Keimzellen. Diese heben sich noch nicht scharf ab; d. h. ihre Membranen sind noch nicht sichtbar. Indessen sind die sich später bildenden Zellmembranen schon jetzt in Form von hellen Umrissen erkenntlich. Der ganze, runde deutlich begrenzte Körper ist demnach als Kern aufzufassen. Er besitzt durchschnittlich einen Durchmesser von 0,006—0,005 mm. Dabei sind sowohl die im Innern gelegenen wie die wandständigen durchaus gleichartig; vielleicht, daß sie im allgemeinen in der Mitte etwas größer sind. Unmittelbar um den Kern erscheint immer eine dunklere Partie, so daß anzunehmen ist, daß sich hier die Grundsubstanz zur Bildung der Zelle etwas verdichtet hat. Der Kern selbst besitzt ein granuliertes Aussehen. Mehr oder weniger im Kreise angeordnet, befinden sich stark gefärbte Körnchen. Es dürften diese Körnchen wahrscheinlich die chromatophile Substanz des Kernes darstellen. So wie sich die Erscheinung in den verschiedenen Stadien der Entwicklung verfolgen läßt, kann es sich nur um die Bildungsprodukte des Kernes handeln. Diese schließen sich auf einer späteren

Stufe zu einem einheitlichen Gebilde zusammen. Einen analogen Vorgang beschreibt LEUKART S. 372 bei *Dist. hepaticum.* Dabei handelt es sich dort allerdings um den Zerfall der kompakten Masse in eine Menge kleiner Körnchen. Ich werde im folgenden in der Weiterentwicklung wieder darauf zu sprechen kommen, indem nämlich der auf dem Geschlechtsstadium kompakte Kern später wieder in viele kleine Teilstücke zerfällt. Ich habe weiter oben schon bemerkt, daß das Ovarium erst im Geschlechtsstadium seine volle Ausdehnung erreicht. Die einzelnen Keimzellen sind nun aber auf allen Entwicklungsstufen, wo sie überhaupt sich abgegrenzt zeigen, von gleicher Größe. Wenn nun das Ovarium selbst an Größe zunimmt, während die einzelnen Zellen gleich bleiben, so liegt es auf der Hand, daß eine Vermehrung der Zahl der Keimzellen eintritt. Es ist mir zwar auf dieser Stufe nicht gelungen, ein Keimlager oder ein Keimepithel festzustellen. Später hingegen erscheint ein Keimlager, von dem aus die Bildung neuer Keimzellen vollzogen wird.

b) Während der Geschlechtsreife. Wie aus Fig. 17 ersichtlich ist, bietet der Keimstock während dieser Periode, abgesehen von seiner Größenzunahme, auch anatomisch ein bedeutend anderes Bild. Über die Membran kann weiter nicht viel gesagt werden, da sie die gleiche Beschaffenheit besitzt, wie sie oben geschildert wurde. Dafür haben sich aber im Innern auffällige Veränderungen vollzogen. Die Grundsubstanz ist bedeutend reduziert, d. h. die Keimzellen füllen den ganzen Raum aus. Die einzelnen Zellen sind jetzt deutlich umrandet; ob man es mit einer äußerst feinen Membran zu tun hat oder nicht, muß ich noch unentschieden lassen. Die gleichmäßige Verteilung der Zellen im Ovar ist aufgehoben, indem sich längs der Keimstockmembran eine Zellschicht in regelmäßigen Reihen angeordnet hat. Gewöhnlich kann man zwei solcher Reihen unterscheiden. Nach innen heben sie sich durch ihre stärkere Färbbarkeit ab, und zudem besitzen sie einen Kern, der ganz kompakt aussieht. Die Mitte des Keimstocks ist von Zellen eingenommen, die erstens die Farbe bedeutend weniger annehmen und zweitens einen Kern aufweisen, der weniger solid ist. In diesem Zellkomplex hebt sich nun eine Gruppe von Zellen ab, die durch eine äußerst feine Membran umkleidet ist. Jedenfalls haben wir es hier mit einem Keimlager zu tun, wie es bei verschiedenen Trematoden, namentlich Ectoparasiten, oft auftritt. Es liegt in unserm Fall mitten im Keimstock in gerader Fortsetzung des Keimganges. In ähnlicher Form tritt nach JUEL (S. 33) bei *Apoblema* ein Keimlager auf. Was der Verfasser über die Membran schreibt, konnte ich bei *Collyriclum* nicht fest-

stellen. Sie wird nämlich in der Richtung des Keimganges immer schwächer und verliert sich schließlich, ohne zwischen den Keimzellen eine Gerüstsubstanz zu bilden. Ein in bezug auf die Struktur der inneren Zellen analoges Verhalten beschreibt LEUKART bei *Dist. hepaticum*, wo er ebenfalls konstatiert, daß die Zellkerne in diesem Raume bedeutend weniger solid aussehen, als dies bei den wandständigen der Fall ist.

c) Nach der Geschlechtsreife. Die größte Veränderung hat der Keimstock mit dem Aufhören der Geschlechtstätigkeit erlitten (Taf. XII, Fig. 18). Die Membran ist offensichtlich in Auflösung begriffen. Nach außen heben sich ganze Stränge ab, so daß an bestimmten Stellen der Zusammenhang ganz aufgelöst ist. Durch die so entstandenen Lücken treten dann die Keimzellen in das umliegende Parenchym. Der Inhalt des Keimstockes ist dadurch ärmer geworden. Es sind größere und kleinere Hohlräume entstanden, und die noch vorhandenen Keimzellen bilden unregelmäßig angeordnete Gruppen. Was die Keimzellen selbst betrifft, so erhält man entschieden den Eindruck von in Auflösung begriffenen Elementen. Ein solider Kern wie auf dem Geschlechtsstadium ist nicht mehr vorhanden, indem er sich in zahlreiche kleine Körnchen aufgelöst hat. Derart degenerierte Keimzellen sind in diesem Moment im umliegenden Parenchym häufig anzutreffen und ebenso im Centralraum der Schalendrüse und im LAURERschen Kanal. Solche Veränderungen, wie ich sie eben dargelegt habe, lassen sich wohl kaum anders deuten, als daß der Parasit dadurch seiner Auflösung entgegengeführt wird. Indem ich aber immer wieder frisches Material aus Cysten von der gleichen Altersstufe zur Beobachtung herangezogen habe, kann ich feststellen, daß eine Bewegung des Uterus, ein Vorwärtsschieben der Eier, auch auf dieser Stufe stattfindet. Tot ist der Parasit noch nicht.

2. Der Keimgang.

Wie in der Besprechung der Morphologie der einzelnen Organe dargetan wurde, besteht der Keimstock aus einer starken Achse, von der aus sich verschiedene runde bis ovale Aussackungen erheben. Ungefähr in der Mitte der Achse geht der Keimgang ab. Er verläuft vollständig gerade und mündet in den Centralraum. Sein Volumen nimmt von der Ursprungsstelle bis zur Mündung beständig ab; so daß die Keimzellen schließlich den Kanal nur mehr einzeln passieren können. Die Membran verhält sich analog derjenigen des Keimstocks. Die Länge des Keimganges beträgt 0,05—0,1 mm; während die größte Breite 0,02 mm und die engste Stelle 0,01 mm mißt. Die Mündung

des Ganges in den Centralraum liegt auf der gleichen Höhe mit derjenigen des LAURERschen Kanales.

3. Die Dotterstöcke.

Dieses Organ fällt bei einem Totalpräparat sowohl durch seine Lage als seine Ausdehnung auf. Wie an andrer Stelle näher erörtert wurde, besteht es jederseits gewöhnlich aus sieben Follikelgruppen, die unter sich eine vollständig gleichwertige anatomische Beschaffenheit aufweisen. Die Entwicklung der Dotterstöcke fällt zeitlich mit derjenigen des Keimstockes zusammen. Auch in bezug auf die Beschaffenheit auf den einzelnen Stufen konnte ich durch vergleichende Untersuchungen große Übereinstimmung zwischen den beiden Genitaldrüsen feststellen. Da über die Entwicklung der Dotterstöcke, soweit ich mich in der Literatur orientieren konnte, wenig bekannt ist, so mag eine eingehendere Behandlung dieses Teiles gerechtfertigt sein.

Wie schon bemerkt, fällt die erste Anlage des Organes in eine Zeit, wo auch der Keimstock sich herauszubilden beginnt. Diese erste Anlage ist zwar etwas schwierig zu erkennen, da von vornherein nicht leicht unterschieden werden kann, um was für Zellen es sich handelt. Einen ersten Anhaltspunkt für die Beantwortung dieser Frage bildet natürlich die Lage des Organes. Außerdem kann man bei genauerer Betrachtung die gekörnelte Struktur des Zellprotoplasmas, wie sie in dem Maße nur bei den Dotterzellen zu finden ist, erkennen. Taf. XII, Fig. 19 stellt einen in Entwicklung begriffenen Dotterstock dar. Der innerste Teil des Gebildes ist ein außerordentlich feinmaschiges Netz. Darin eingebettet liegen die sich bildenden Dotterzellen. Sobald diese letzteren sich entwickelt haben, werden sie aus dem centralen Raum abgeschoben, um sich im Umkreise ihrer Bildungsstätte anzusammeln. Ebenso hat sich bereits eine zarte Membran als Umhüllung der einzelnen Dotterstockanlage gebildet. Offenbar handelt es sich hier um ein ähnliches Gebilde, wie es beim Keimstock im sogenannten Keimlager auftritt. Man wird deshalb kaum fehlgehen, wenn man diesen centralen Teil des Dotterstockes mit »Keimballen« bezeichnet. Allerdings läßt sich im Verhalten der beiden Zellgruppen ein bedeutender Unterschied konstatieren. Das Keimlager des Keimstockes läßt sich nämlich noch im vollständig entwickelten Organ feststellen, was nun beim Keimballen des Dotterstockes nicht zutrifft. Sobald nämlich die Abgrenzung in die einzelnen Follikel stattgefunden hat, läßt sich die centrale Bildungsstätte nicht mehr auffinden. Der Keimballen ist also nur so lange tätig, als der Dotterstock die einheitliche Form

des Jugendstadiums inne hat. Es geht also dieses abweichende Verhalten direkt aus der eigenartigen Entwicklung des Dotterstockes hervor. Der Keimballen ist im Verhältnis zum Keimlager des Keimstockes groß. Sein Längsdurchmesser beträgt 0,0245 mm; seine Breite 0,014 mm.

Was nun die einzelne Dotterzelle auf dieser Stufe betrifft, so zeichnet sie sich aus durch ihren rein zelligen Charakter. Der Durchmesser beträgt 0,0035 mm, wovon der Kern selbst etwa ein Drittel beansprucht. Der Kern ist also relativ groß und ist in ein körniges Plasma eingebettet. Diese Beschaffenheit weisen die Zellen noch auf, wenn sich die Follikel bereits gebildet haben. Sie sind dann in einer gleichmäßigen, stark färbbaren Grundsubstanz suspendiert. Die Membran der ganzen Dotterkugel ist fester geworden und ist von innen heraus einem starken Druck ausgesetzt. Taf. XII, Fig. 20 gibt ein Bild von der anatomischen Beschaffenheit eines Follikels auf dieser Entwicklungsstufe.

Die nächstfolgende Veränderung bezieht sich hauptsächlich auf die einzelne Dotterzelle. Die Zellgrenzen sind aufgelöst, und die Kerne liegen frei im Plasma. Genauere Untersuchungen ergeben nun aber die Anwesenheit eines weiteren Elementes. Es sind dies kleine Körnchen, die regellos zwischen den Zellkernen eingestreut liegen. Sie sind nicht gleichartig; vielmehr lassen sich zwei Gruppen feststellen. Die eine enthält Körnchen von blasigem Aussehen und großem Lichtbrechungsvermögen. Es dürften dies jedenfalls Fetttröpfchen sein. Was nun die zweite Gruppe betrifft, so kann ich feststellen, daß sie aus kleinen stark gefärbten Körnchen besteht. Über ihre Bedeutung wage ich kein Urteil abzugeben. Die Vermutung aber liegt nahe, daß es sich um Teile von Zellkernen handelt. Der eben geschilderte Entwicklungszustand ist in Taf. XII, Fig. 21 skizziert.

Ein weiterer Schritt in der Entwicklung macht sich bemerkbar, indem die Grundsubstanz mit den eingestreuten Bläschen sich an einzelnen Stellen verdichtet, wie Taf. XII, Fig. 22 zeigt. In diesem Moment werden die Dottermasen in die Gänge abgeschoben. Der Inhalt der letzteren stimmt mit dem Dotterfollikel auf dieser Entwicklungsstufe vollständig überein (vergleiche Taf. XII, Fig. 23). Es ist anzunehmen, daß das Dottermaterial gerade in dieser Form bei der Eibildung zur Verwendung gelangt. Ich glaube in dieser eben beschriebenen Erscheinung ein analoges Verhalten konstatiert zu haben, wie es z. B. Odhner bei *Didymozoon scombri* feststellt. Ich muß dabei allerdings annehmen, daß der Zerfall der Dotterzellen bei diesem Parasiten viel weiter fortschreitet; denn der Autor schreibt, daß in dem

gebildeten Dotterbrei weder Zellen noch Kerne mehr zu erkennen seien. In unserm Fall liegt die Sache etwas anders. Der Zerfall bezieht sich vornehmlich auf die Dotterzellen, während der Kern entweder unberührt bleibt oder doch nur teilweise zerfällt. Die Zellkerne sind längs des ganzen Dotterganges vorhanden; ebenso im Centralraum und lassen sich noch im gebildeten Ei feststellen. Es ist daher anzunehmen, daß sie erst im Laufe der Entwicklung des Eies ihrer vollständigen Auflösung entgegengehen.

In bezug auf die Ausführgänge gestalten sich die Verhältnisse so, daß jeder Follikel einen Gang abgibt. Alle diese Gänge vereinigen sich zum Hauptgang. Die sieben Follikel des Dotterstockes liegen in bezug auf die Vereinigungsstelle ihrer Kanäle symmetrisch. Der Zusammenfluß von sieben Gängen bedingt eine blasenförmige Erweiterung, von welcher beiderseits die zwei Hauptgänge in gerader Richtung nach der Mittellinie an den Rand des Schalendrüsenkomplexes ziehen.

4. Die Schalendrüse oder die Mehlisschen Drüsen.

Dieser Teil des weiblichen Genitalapparates nimmt in der Medianlinie einen großen Raum ein. Er besteht aus einzelligen Drüsen. Die Drüsenzelle selbst ist von ovaler Gestalt und läuft nach dem Centrum des Komplexes hin in einen Kanal aus, der in den Centralraum mündet. Man kann die Schalendrüse in bezug auf die Größe der Drüsen in zwei Teile trennen.

Der peripher gelegene Teil besteht aus großen Drüsenzellen mit einem großen Kern, der meistens excentrisch gelegen ist. Der Längsdurchmesser der Zelle beträgt im Mittel 0,028 mm, während die Breite 0,018 mm mißt. Der Kern besitzt einen Durchmesser von 0,007 mm. Die ganze Zelle ist umschlossen von einer feinen Membran, die sich als Wandung des fortführenden Kanales fortsetzt. Der Inhalt der Zelle besteht aus einer gleichmäßig feinkörnigen Substanz. Ebenso kann festgestellt werden, daß die im Centralraum und im Uterusanfang vorhandene Masse, in der die Eizellen zunächst eingebettet liegen, wie es Taf. XII, Fig. 25 darstellt, aus derselben Substanz besteht. Es ist also sicher, daß diese Drüsenzellen Material liefern, das in irgend einer Weise bei der Eibildung zur Verwendung gelangt. Nach den vorläufigen Untersuchungen zu schließen, dürfte die Auffassung Goldschmidts über das Secret der Drüsenzellen die größte Wahrscheinlichkeit beanspruchen. Der genannte Autor sagt S. 494: »Als das Wahrscheinlichste möchte mir erscheinen, daß die Drüse einfach eine wässerige Flüssigkeit ausscheidet, die den Uterus erfüllt, und in der die Eier natür-

lich suspendiert sind.« Auffallend ist es indessen, daß, wie ich schon an andrer Stelle bemerkte und in Taf. XII, Fig. 26 skizziert habe, diese Masse nicht im ganzen Uterus vorhanden ist, sondern nur den Anfangsteil ausfüllt. Dies spricht allerdings eher dafür, daß das Secret der Schalendrüse bei der Eibildung verwendet wird. Zwischen den Drüsenzellen ist netzförmig angeordnete Bindesubstanz sichtbar, die nach außen in das Körperparenchym übergeht.

Der centrale Teil der Schalendrüse unterscheidet sich von dem besprochenen peripheren durch die bedeutend kleineren Zellen, die zudem in geringerer Zahl vorhanden sind, so daß in den Zwischenräumen ein feines Netz von Drüsenkanälen und Bindesubstanz sichtbar wird. Die Zellen messen in der Länge durchschnittlich 0,011 mm, in der Breite 0,0078 mm. Sie stehen ebenfalls durch einen Kanal mit dem Centralraum in Verbindung. Im übrigen weisen sie die genau gleiche Beschaffenheit auf wie die peripheren Zellen.

Der Centralraum. Als Centralraum bezeichne ich diejenige Stelle im Schalendrüsenkomplex, wo sich die verschiedenen Kanäle der weiblichen Genitaldrüsen vereinigen und der Uterus seinen Ursprung nimmt. Die Wandung dieses Raumes ist analog gebaut wie diejenige der einmündenden Kanäle; nur mit dem Unterschiede, daß sie siebartig durchbrochen ist. Durch diese Öffnungen ragen die Kanäle der Schalendrüsenzellen in das Innere des Raumes hinein. Im Centralraum trifft man alle Elemente, die zur Eibildung verwendet werden Keimzellen, Dotterzellen und auch Spermatozoen. Diese Elemente sind umgeben von einer durchsichtigen, feinen Masse, die mit dem Secrete der Schalendrüsenzellen große Ähnlichkeit aufweist. Die Eischale wird aber erst im Anfang des Uterus gebildet. Der Centralraum mit den einmündenden Kanälen ist in Taf. XII, Fig. 27 dargestellt

5. Der Uterus.

Der Uterus bietet in seiner anatomischen Beschaffenheit in seinem größten Teile das gleiche Bild wie bei den meisten Trematoden. Einzig die Mündung scheint vom allgemeinen Verhalten etwas abzuweichen Daß der Endsack des Uterus sich nicht unvermittelt nach außen öffnet wurde an andrer Stelle schon hervorgehoben und ist in Taf. XII Fig. 29 dargestellt. Der Ausmündungskanal ist 0,15 mm lang und am Ende 0,045 mm breit. Dieser Kanal ist morphologisch eine Vagina Die Wandung wird gebildet durch die Körperhaut, die sich an der Einsenkungsstelle in das Innere fortsetzt. Sie trägt bis zum Übergang in den Uterussack Zellanhänge, die nach rückwärts gerichtet sind und

in das Lumen des Kanales vorspringen. Diese Anhänge bestehen aus einem ovalen, zellähnlichen Teil und dem fadenförmigen Verbindungsstück mit der Uteruswand. Die gleichen Gebilde, nur etwas kleiner, befinden sich auch im Umkreis der papillenartigen Erhöhung, auf welcher die weibliche Genitalöffnung liegt. Es scheint mir ausgeschlossen zu sein, daß es sich um sezernierende Drüsen handeln könnte. Ich vermag aber für die Funktion dieser Anhänge zurzeit noch keine Erklärung zu finden.

6. Der Laurersche Kanal.

Das unter diesem Namen bekannte Organ ist in der Trematodenliteratur Gegenstand der weitläufigsten Auseinandersetzungen. Sowohl der Bau des Organes wie dessen Funktion sind gegenwärtig noch nicht eindeutig bestimmt.

Ich muß zum voraus feststellen, daß es nicht leicht ist, sich vom Bau des Laurerschen Kanales ein klares Bild zu konstruieren, da er im Laufe der Entwicklung des Parasiten große Veränderungen erfährt. Deshalb behalte ich die schon weiter oben festgesetzten drei Stadien auch hier bei und will versuchen, das Charakteristische derselben zur Darstellung zu bringen.

a. Jugendstadium.

Auf dieser Stufe läßt sich eine Anlage des Laurerschen Kanales noch kaum erkennen.

b. Geschlechtsstadium.

Sobald sich die übrigen Genitalien abzulösen beginnen, findet man auch die ersten Anlagen des Laurerschen Kanales. Die Differenzierung beginnt mit der Öffnung nach außen und schreitet sukzessive nach innen bis zur Einmündung in den Centralraum. Es ist von äußerster Wichtigkeit den Aufbau auf dieser Stufe zu kennen; denn nur dadurch wird man auch in bezug auf die Funktion des Organes zu einem klaren Urteil gelangen. Auf die Unterschiede bezüglich dem Vorhandensein des Laurerschen Kanales bei den beiden Partnern einer Cyste soll hier nicht eingegangen werden, weil diese Verhältnisse im Abschnitt über »Geschlechtlicher Dimorphismus« ihre Berücksichtigung finden.

Der Laurersche Kanal beginnt median auf der dorsalen Fläche.

I. Öffnung nach außen.

Die Mündung des Laurerschen Kanales nach außen unterliegt großen Schwankungen. Bei den einen Individuen entdeckte ich eine

deutliche median auf der Rückenfläche gelegene Öffnung (Taf. XI, Fig. 9). Bei andern aber fehlte sie, und an ihre Stelle tritt eine besondere Beschaffenheit des betreffenden Hautstückes, so als ob eine Anzahl feiner Poren von der Oberfläche in den darunter heranführenden Laurerschen Kanal führen (Taf. XI, Fig. 10). In noch andern Fällen vermochte ich auch eine solche Kommunikation nicht mehr zu sehen, so daß der Kanal nach außen blind endigt. In diesen Fällen tritt immer der nachher zu besprechende Endkomplex des Laurerschen Kanales auf. Wie man sieht, besteht eine ganz verfängliche Vielgestaltigkeit der Ausmündungsverhältnisse. Um die Ergebnisse der Untersuchungen übersichtlicher zu gestalten, führe ich sie an zwei Paaren in einer Tabelle aus.

		Entwicklungsstadium	Einzelöffnung	Siebartige Öffnung	Endkomplex	Endsack de Uterus
1. Paar	1. Partn.	Geschlechtsstadium	vorhanden	—	—	angelegt
	2. Partn.		—	vorhanden	—	äußerst schwach
2. Paar	1. Partn.	Verbreitungsstadium	—	—	vorhanden	sehr groſ
	2. Partn.		—	—	vorhanden	schwach

Anmerkung: Die wagerechten Striche bedeuten: Nicht vorhanden.

In gleicher Weise habe ich eine große Zahl von Cystenpartnern von beiden Stadien vergleichend zusammengestellt. Die Resultate sind mit relativ geringen Abweichungen dieselben, wie sie in der Tabelle zum Ausdruck gelangen. Hinsichtlich eines daraus abzuleitenden sexuellen Dimorphismus werde ich die Tabelle hier nicht diskutieren. Es soll nur bewiesen werden, daß das unkonstante Auftreten der Öffnung des Laurerschen Kanales nach außen nicht als Resultat einer großen Variabilitätsfähigkeit aufzufassen ist. Es fällt nämlich sofort auf, daß eine Öffnung nach außen, sei es Einzelöffnung oder siebartige Öffnung, nur dem Geschlechtsstadium zukommt, also gerade in dem Moment auftritt, wo die größte Geschlechtstätigkeit der Individuen stattfindet. Auf dem Verbreitungsstadium fehlt eine Öffnung. Dafür aber tritt der sogenannte Endkomplex auf, jene Masse, für die im Abschnitt »Zur Funktion des Laurerschen Kanales« unter diesen Gesichtspunkten eine Erklärung gefunden wurde.

a) Einzelöffnung. Die Größe der Öffnung schwankt ganz erheblich. In maximaler Ausdehnung sind die Maße für die beiden Durchmesser 21,6 μ und 21,0 μ. Gewöhnlich ist die Ausmündung aber be-

deutend enger und mißt 10,8 μ und 6,5 μ. Es muß außerdem betont werden, daß noch engere Öffnungen vorkommen, so klein, daß ich nicht imstande bin zu entscheiden, ob in solchen Fällen nicht etwa eine siebartige Durchlöcherung vorliegt. Ob damit überhaupt zwischen den beiden Ausmündungsformen keine bestimmte Grenze vorhanden ist, muß vorderhand dahingestellt bleiben. Taf. XI, Fig. 9 stellt eine Einzelöffnung dar. Sie ist begrenzt durch die Fortsetzung der Körperhaut und auf genau gleichem Wege entstanden zu denken wie die Genitalöffnungen. Eine weitere Analogie mit letzteren besteht in der Auskleidung des Anfangsteiles des Kanales mit in sein Lumen vorspringenden zellartigen Anhängen. Sie stehen denjenigen der weiblichen Genitalöffnung an Größe bedeutend nach und unterscheiden sich zudem auch noch durch ihre Form. Die größte Breite besitzen sie beim Laurerschen Kanal da, wo sie der Wandung entspringen, während der nach innen vorspringende Teil sich zuspitzt.

β) Siebartige Durchlöcherung der Haut. Der Laurersche Kanal zieht sich bis hart unter die Körperoberfläche, um hier scheinbar blind zu endigen. Auf günstigen Schnitten kann man aber an der Oberfläche eine Anzahl Pori auffinden, von denen feine Kanälchen nach dem Ende des Laurerschen Kanales ziehen (Taf. XI, Fig. 10).

II. Der Kanal.

Der Durchmesser des Laurerschen Kanales beträgt in seinem Anfangsteil etwa 18 μ. Bevor er in den Schalendrüsenkomplex eintritt, besitzt er eine Erweiterung. Sein Lumen beträgt an dieser Stelle 25—28 μ Die Einmündung in den Centralraum vollzieht sich durch einen äußerst feinen Kanal, der kaum 1—2 μ im Durchmesser mißt. Das Auffälligste auf dieser Entwicklungsstufe ist der Verlauf des Kanales. Von der Schalendrüse erhebt er sich zuerst in geradem Verlaufe gegen die dorsale Fläche, um dann mehr oder weniger parallel zur Oberfläche nach rückwärts zu ziehen. Dieser letztere Teil des Kanales ist im Gegensatz zum tiefer gelegenen sehr stark gewunden (Taf. XI, Fig. 10).

Die Wandung des Kanales ist 2—3 μ dick; also etwas dünner als die Körperhaut. Nachdem ich am lebenden Tiere die ausgiebige Bewegung des Kanales beobachtet hatte, konnte es keinem Zweifel unterliegen, daß die Wand entweder selbst muskulöser Natur sei, oder zum mindesten vom Parenchym her durch herantretende Muskelzüge umgeben sei. Das letztere läßt sich auf Schnitten leicht sehen. Von allen Seiten treten Muskelzüge an den Kanal, um sich eng an dessen Wandungen anzuschließen. Außerdem besitzt die Wand an bestimmten Stellen

relativ schwache Ringmuskeln. Es ist anzunehmen, daß diese letzteren das Lumen des Kanals imstande sind zu verengern, während die Parenchymmuskeln durch ihre Tätigkeit kleine Lageverschiebungen herbeiführen können.

c. Verbreitungsstadium.

Die auffallendsten Veränderungen haben sich im Laurerschen Kanal nach Abschluß der Geschlechtstätigkeit vollzogen. Sie beziehen sich:

1. Auf das Lumen des Kanales.
2. Auf die Bildung eines Endkomplexes in Verbindung mit der vollständigen Rückbildung der Öffnung nach außen.

Es ist für die Erklärung des ganzen Vorganges von Bedeutung zu erfahren, daß der Laurersche Kanal auf dem Verbreitungsstadium im allgemeinen bedeutend weiter wird. Zudem hat sich noch innerhalb des Schalendrüsenkomplexes eine erhebliche Erweiterung gebildet. Letztere besitzt einen Durchmesser von 72 μ, während der Kanal im Mittel 41 μ breit ist. Was den Inhalt betrifft, kann konstatiert werden, daß er im Gegensatz zur Geschlechtsstufe nicht mehr ausschließlich aus Sperma besteht. Es treten vielmehr noch andre Elemente auf, wie Keimzellen und Dottermaterial. In bezug auf diese letzteren Bestandteile des Inhaltes auf dem Verbreitungsstadium steht außer Zweifel, daß es Elemente sind, die dem Laurerschen Kanal im normalen Zustand fremd sind. Sie haben sich beim beginnenden Zerfall der Keimdrüsen losgelöst und wurden vom Centralraum aus auch in den Laurerschen Kanal hineingedrängt, was die Annahme von Looss, Odhner u. a. m. bestätigt. Anders aber verhält es sich mit dem noch anwesenden Sperma. Es kann unmöglich durch den Uterus eingewandert sein, um als überschüssiges Geschlechtsprodukt in den Laurerschen Kanal abgeschoben zu werden. Dieser Auffassung widerspricht:

1. Die Beschaffenheit des Laurerschen Kanales auf der Geschlechtsstufe.
2. Die Tatsache, daß der Uterus immer spermafrei ist und nur im Endsack sich nach der Geschlechtsreife solches zeigt.

Die Bildung des Endkomplexes beginnt mit der Reduktion der nahe an der Oberfläche gelegenen Windungen. Es erscheint genau an der gleichen Stelle ein Gewebekomplex, der, wie Looss und Odhner bemerken, durchaus den Eindruck eines geplatzten Spermabehälters hervorruft, um so mehr im umliegenden Parenchym in Zerfall begriffene Geschlechtsprodukte zu sehen sind. Um der Bildung des Kom-

plexes auf die Spur zu kommen, habe ich mir aus dem reichhaltigen Material Schnitte verfertigt, die in möglichst lückenloser Reihenfolge die Entwicklung des Parasiten enthielten. In erster Linie ist es sehr wichtig, daß der Komplex erst mit der Beendigung der Geschlechtstätigkeit auftritt, wie dies aus der Tabelle S. 494 hervorgeht. Die ersten Anfänge sind schwer zu erkennen. Unmittelbar unter der Stelle, wo sich früher die Ausmündung befand, beginnen sich Hohlräume in weiterem Umkreis herauszubilden. Je nachdem die Schnitte das Reduktionsgebiet treffen und je nach dem weiter oder weniger weit vorgeschrittenen Rückbildungsprozeß, kann man zwischen den einzelnen Hohlräumen noch Verbindungsgänge feststellen (Taf. XI, Fig. 11). Auf einer weiteren Stufe des Prozesses sind auch diese Zwischenstücke verschwunden, und neben einer Anzahl von isolierten Hohlräumen ist einer da, der die Verbindung mit dem Laurerschen Kanal bewahrt (Taf. XI, Fig. 12 und Taf. XII, Fig. 14). Endlich gelingt es bei schon stark vorgeschrittener Reduktion der Genitaldrüsen, die Einmündung des Laurerschen Kanales in einen von Parenchymfasern durchsetzten Raum festzustellen. In diesem Gewebe eingelagert sieht man oft noch mehrere Hohlräume, die jeder Verbindung entbehren, aber trotzdem noch Sperma und andre Keimprodukte einschließen. Die Frage ist nun, wie sich dies auf eine Reduktion des Laurerschen Kanales zurückführen läßt.

Durch verschiedene Autoren (Looss, Odhner u. a. m.) ist bekannt geworden, daß das Parenchymgewebe im Trematodenkörper mit zunehmendem Alter immer weitmaschiger wird. Dieselbe Erscheinung kann ich auch bei *Collyriclum faba* konstatieren. Da nun, wie in diesem Abschnitt dargelegt wurde, die Parenchymmuskeln sich auch den Wandungen des Laurerschen Kanales anschließen, so ist es wohl möglich, daß mit den Veränderungen des Parenchyms die in Mitleidenschaft gezogenen Muskelzüge verschiedene Spannungen in den Wandungen des Laurerschen Kanales verursachen. Letztere werden naturgemäß in den Krümmungen des Kanales am stärksten wirken, da ihre Angriffspunkte dort am nächsten zusammenliegen. Es ist infolge derartiger Zugdifferenzen anzunehmen, daß die Kurven vom übrigen Kanal getrennt werden und als verbindungslose Hohlräume noch weiter bestehen bleiben. In Taf. XII, Fig. 14 habe ich einen Schnitt durch den auf schon weit vorgerücktem Reduktionsstadium befindlichen Laurerschen Kanal gezeichnet. Unten ist die Eintrittsstelle in den Endkomplex zu sehen. Sie besitzt noch deutlich die typische Beschaffenheit des Laurerschen Kanales. Am oberen Rande ist ein

Hohlraum mit Sperma sichtbar. Die Umrandung ist nur mehr schwach; sie sieht ganz verschwommen aus und macht den Eindruck der im Zerfall begriffenen Wandung des Laurerschen Kanales. Diese Annahme wird zudem noch unterstützt durch das Vorhandensein von den Überresten der nach innen vorspringenden Zellen. Die Kerne des umliegenden Parenchyms sind bis auf wenige kleine Teilstücke verschwunden, und statt der früher scharf sich abhebenden Parenchymmuskeln sieht man nur undeutliche Fasern. Das ganze Gewebe ist außerdem erfüllt mit unregelmäßig angehäuften Zerfallsprodukten des Parasitenkörpers.

Eine weitere Frage, die beim vorliegenden Parasiten noch nicht gelöst ist, betrifft das Receptaculum seminis. Es wird heute durchwegs angenommen, daß *Collyriclum faba* ein solches besitze. Ich habe weiter oben ausgeführt, daß auf dem Geschlechtsstadium kein Receptaculum vorhanden ist. Ferner wurde betont, daß im Laufe der Rückbildung in der Region der Schalendrüse eine Erweiterung entsteht. Für die Auffassung, daß diese Stelle das Receptaculum sem. bilden soll, kann ich mich vorläufig nicht entschließen, trotzdem ein temporäres Erscheinen dieses Organes schon bei *Liolope copulans* von Cohn beobachtet wurde. Die ersten vorläufigen Untersuchungen führten mich zur Ansicht, daß wir es bei *Collyriclum faba* mit einem analogen Verhalten zu tun haben, wie es Odhner bei *Didymozoon scombri* schildert. Dem ist aber in Wirklichkeit nicht so; denn es ist im ganzen Komplex kein Gebilde zu sehen, wie es der Autor in Fig. 1, S. 316 zeichnet, und außerdem zeigt der ganze Verlauf der Entwicklung bzw. Rückbildung, daß die Erscheinung in diesem Fall einen ganz andern Ursprung besitzt. Im Prinzip aber, daß es sich um in Zerfall begriffene Geschlechtsprodukte handelt, die unter Veränderung des ursprünglichen Kanales ins umliegende Parenchym hinaustreten, stimmen die hier niedergelegten Ergebnisse mit denjenigen von Looss und Odhner überein.

Zum Schlusse möchte ich noch über eine Arbeit von Juel, die mit den vorliegenden Erörterungen in Parallele gezogen werden kann, einige Bemerkungen anfügen. In Fig. 12 und 13 stellt der Autor ganz ähnliche Gebilde dar, wie sie eben besprochen wurden. Juel faßt die ganze Anlage als Receptaculum seminis auf. Wie aus seiner Darstellung hervorgeht, handelt es sich ebenfalls um Hohlräume, die miteinander kommunizieren. Von einem dieser Hohlräume sagt er, daß eine scharfe Umrandung vorhanden sei. Ich frage mich, ob es sich nicht auch um den Schnitt durch den in den Komplex mündenden

Laurerschen Kanal handelt. Die andern Hohlräume mit ihren noch teilweise erhaltenen Verbindungskanälen dürften vielleicht ebenso die abgeschnürten Krümmungen des Laurerschen Kanales sein. Ein Laurerscher Kanal soll nach dem Autor nicht vorhanden sein. Nun aber zeigt Fig. 12 einen Kanal, der in der Richtung nach der Schalendrüse verläuft. Da ich aber über das Objekt nicht verfüge, so ist es mir unmöglich zu entscheiden, inwieweit die beiden Fälle in Übereinstimmung gesetzt werden können.

D. Der Excretionsapparat.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse darüber wurden im Abschnitt über Morphologie bereits mitgeteilt. Wenn ich hier noch einmal darauf zurückkomme, so geschieht es nur, um die Entwicklung dieses Organes näher zu beleuchten. Schon auf ganz guten Totalpräparaten von jungen Entwicklungsstadien ist festzustellen, daß sich unmittelbar vor dem Excretionsporus eine kleine blasenförmige Auftreibung befindet. Von hier aus ziehen zwei doppelt konturierte Linien nach vorn in den Körper hinein. Besonders günstig sind diese Verhältnisse an Quetschpräparaten zu sehen. Der feinere Bau der Anlage des Organes ist aber nur aus Schnitten zu ersehen. Die Fig. 24, Taf. XII gibt uns ein Bild des in Entwicklung begriffenen Excretionsorganes. Wir sehen, daß vom Excretionsporus ein kurzer Kanal in eine kleine Blase führt. Letztere ist zu beiden Seiten von je einer Wand begrenzt, während die vordere Körperwand noch fehlt. Das Parenchym ragt hier frei endigend in das Lumen der Blase hinein. Man sieht deutlich, wie das Gewebe, welches am weitesten in die Blase vorgeschoben ist, nach außen zu immer fester wird. Bei der Vergrößerung der Blase wird das innerste Parenchymgewebe offenbar aufgelöst. Einen weiteren Bestandteil des Excretionssystems dieser Stufe bilden feine Kanälchen, die sich einerseits in die Blase öffnen und anderseits nach vorn sich ein Stück in das Körperparenchym hinein fortsetzen. Ihre Endigungen sind so fein, daß man nicht entscheiden kann, ob ein Lumen noch an der Spitze vorhanden ist. Es ist aber naheliegend anzunehmen, daß es sich um Sammelröhrchen handelt, die die Excretionsstoffe der Blase zuführen. Je weiter sich aber die Blase ausdehnt, um so mehr reduzieren sich die kleinen Leitungsröhrchen. Im vollständig entwickelten Zustand, wo sich eine geschlossene Blase gebildet hat, ist von ihnen scheinbar nichts mehr übrig geblieben. Die Excretionsblase ist vorn im Ruhezustand etwas zugespitzt. Von hier zieht nun, wie schon in der Morphologie angedeutet, noch ein Gefäß weiter nach vorn. Es

dürfte nach meiner Ansicht dieser unpaare Gefäßstamm noch der letzte übriggebliebene Teil des früheren Röhrensystems darstellen.

E. Terminales Körperende.

Mit dem Excretionsporus in naher räumlicher Beziehung steht das verjüngte Hinterende des Parasiten, indem er auf der ventralen Seite dieses Zapfens gelegen ist. Da letzterer im Leben eine große Beweglichkeit besitzt, ist seine Gestalt sehr verschieden. Bald erscheint er in eine Spitze ausgezogen, bald zeigt er sich als keulenförmige Verdickung; dann wird er ganz in den Körper hineingezogen, so daß von einem zugespitzten Ende nichts mehr sichtbar ist. Ich habe an andrer Stelle ausgeführt, daß dieser Körperteil in seiner Funktion einem Saugorgan nahesteht und namentlich zur Fortbewegung benutzt wird. In Taf. XI, Fig. 13 habe ich einen Schnitt durch den Terminalanhang skizziert. Wie man daraus ersieht, ragt eine rundliche verdickte Partie noch bedeutend über den Excretionsporus hinaus. Die Haut ist an dieser Stelle ziemlich intensiv bestachelt. Das Innere ist erfüllt von einem engmaschigen Parenchym. Besonders auffallend gestaltet sich die im Verhältnis zum übrigen Körper überaus reiche Muskulatur. In erster Linie ist hervorzuheben, daß die Hautmuskulatur an dieser Stelle stark entwickelt ist. Außerdem lassen sich noch zwei Arten von Muskelzügen unterscheiden. Die einen sind quergerichtet und verbinden gegenüberliegende Hautstellen. Wo sie in die Nähe der Subcuticula gelangen, lösen sie sich in feine Fasern auf. Es bedarf aber noch eingehenderer Untersuchungen, um festzustellen, in welcher Art und Weise der Anschluß an die Haut erfolgt. Die andern Muskelzüge sind längsgerichtet und dürften eine verstärkte Parenchymmuskulatur darstellen. Auch sie scheinen in der Nähe der Haut ähnliche Verhältnisse aufzuweisen wie die quergerichteten Muskeln.

F. Die Körperbedeckung.

Es kann sich hier nicht um eine genaue Darstellung des Baues der Haut handeln, vielmehr möchte ich im folgenden etwas näher auf die Entwicklung der Stacheln eingehen. Der Körper ist nicht gleichmäßig bestachelt. Am zahlreichsten sind sie in der Umgebung des Mundsaugnapfes und am terminalen Hinterende. Am wenigsten bestachelt ist die Bauchseite, wo sie in der Umgebung der Genitalpori geradezu verschwinden. Auf Schnitten von ganz jugendlichen Exemplaren bieten sie in ihrer Anlage ein Bild, das in Taf. XI, Fig. 8 dargestellt ist. Die Cuticula besitzt in größeren oder kleineren Abständen

relativ starke Verdickungen. Im Innern der letzteren lassen sich drei, vier oder fünf plattenartige Gebilde erkennen (Taf. XI, Fig. 8 *Pl*). Sie ruhen mit ihrem etwas dickeren Unterende auf der Basalmembran. Die Hautverdickung mit den vier Platten im Innern wird durch das Wachstum des Körpers auseinander gezogen, und aus jeder einzelnen Platte bildet sich durch Spaltung eine Stachelgruppe. Daher rührt es auch, daß man meistens zwischen je vier Gruppen einen etwas größeren Zwischenraum wahrnehmen kann.

IV. Allgemeines.

A. Zur Frage der Funktion des Laurerschen Kanales.

Die Frage, welche Funktion dem Laurerschen Kanal zukommt, wird in der Literatur öfters erörtert. Zu einem einheitlichen Ergebnis ist man aber trotz des reichen Untersuchungsmateriales der letzten Jahrzehnte nicht gekommen. Wohl nimmt man heute im allgemeinen an, es möchte der Laurersche Kanal eine Art Sicherheitsventil sein, d. h., er diene der Abfuhr von überschüssigen Geschlechtsprodukten. Daneben gibt es Autoren, die ihn heute noch als Kanal auffassen, der zur Befruchtung dient, sei es, daß sich eine direkte Begattung durch ihn vollzieht, sei es, daß das Sperma durch besonders beschaffene Hautstellen in den Kanal einwandert. Wie die Verhältnisse heute also liegen, darf von einer einheitlichen Auffassung des Laurerschen Kanales in funktioneller Beziehung nicht gesprochen werden, vielmehr scheinen sich die einzelnen Trematoden sehr verschieden zu verhalten. Es liegt dieser Annahme auch durchaus nichts im Weg. Es mag daher nicht uninteressant sein, die Ansicht verschiedener Autoren zusammenzustellen:

1. Stieda (Archiv f. Anat. u. Physiol. 1871).
   Faßt den Laurerschen Kanal als Homologon der vom Uterus getrennten Scheide der Bothriocephaliden auf.
2. Zeller bei *Polystomum* und *Diplozoon* (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII und XLVI).
   Beobachtet eine Begattung durch die vom Uterus getrennte Scheide (Vagina).
3. Pnitner (Arbeiten aus d. Zool. Inst. Wien. Bd. IX. 1890).
   Sieht den Laurerschen Kanal als funktionierende Scheide an.
4. Nitsch bei *Holostomum serpens* (Ersch. und Grubers Encykl. Leipzig 1819).
   Beobachtet gegenseitige Begattung durch den Uterus.

5. Molin bei *Dist. clavigerum* Rud. (Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Kl. Bd. XXXVII).
Stellt gegenseitige Begattung durch den Uterus fest.

6. Linstow bei *Dist. cylindraceum.*
Die Begattung findet durch Einführung des Cirrus in den Endabschnitt des Uterus statt.

7. Ssinitzin bei *Phyllodistomum folium.*
Die Befruchtung vollzieht sich durch freies Einwandern der Spermatozoen in den Laurerschen Kanal.

8. Cohn bei *Liolope copulans.*
Stellt direkte Begattung durch den Laurerschen Kanal fest.

9. Looss: Nimmt als Regel nicht die Wechselkreuzung, sondern die Selbstbefruchtung an.

10. Brandes: Als häufigere Befruchtungsform nimmt der Autor Selbstbefruchtung an.

11. Odhner: Stellt die echte Vagina der Monogenea mit dem Laurerschen Kanal in Homologie. Zugleich tritt er für eine Homologie des Canalis genito-intestinalis mit dem Laurerschen Kanal ein, was auch mit der Ansicht von Looss und Goto übereinstimmen würde. Der Autor spricht die Ansicht aus, daß die Entscheidung dieser Frage am ehesten erledigt werden könnte durch Auffindung von Übergangstypen zwischen den beiden Monogeneengruppen. Er zweifelt daran, daß die Kontroverse auf histologischen oder embryologischen Untersuchungswegen gelöst werden könne.

Es ließen sich noch manche Untersuchungsergebnisse aus der Literatur anführen. Ich glaube, daß schon die eben gegebene Zusammenstellung ganz deutlich zum Ausdruck bringt, daß eine einheitliche Deutung des Laurerschen Kanales in funktioneller Hinsicht nicht möglich ist und daß mit Sicherheit anzunehmen ist, daß in der Gruppe der Trematoden der Laurersche Kanal verschieden funktioniert.

Im folgenden werde ich versuchen die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenzustellen, um ein Bild zu bekommen von der Bedeutung des Laurerschen Kanales bei *Collyriclum faba.* Die anatomischen Verhältnisse wurden oben klargelegt, und was die Begattung betrifft, verweise ich auf den entsprechenden Abschnitt über Entwicklung.

Als wichtigstes Ergebnis muß an erste Stelle gesetzt werden, daß der Laurersche Kanal auf den verschiedenen Altersstufen des Individuums sich ganz verschieden verhält, wie aus den anatomischen Er-

läuterungen hervorgeht. Damit im Zusammenhang steht eine Änderung der Funktion.

a. Geschlechtsstadium.

Für eine Befruchtung auf dem Wege des LAURERschen Kanales sprechen folgende Beobachtungen.

1. Die volle Entwicklung des LAURERschen Kanales.

Zur Zeit der geschlechtlichen Tätigkeit ist der LAURERsche Kanal immer entwickelt. Ob nun eine einheitliche Öffnung nach außen zu konstatieren ist, oder ob die Kommunikation nach außen durch eine Anzahl feiner Poren zum Durchtritt des Spermas dargestellt ist, erscheint für die Entscheidung der vorliegenden Frage nicht von Bedeutung. Übrigens will ich hier bemerken, daß mir eine Begattung durch den LAURERschen Kanal als unwahrscheinlich vorkommt. Der Cirrus ist wohl etwas vorstülpbar. Er ist aber, wie aus den Figuren hervorgeht, vorn relativ dick und überhaupt kurz. Ich glaube, aus diesem Grunde wäre ein Einführen des Cirrus in die ohnehin sehr enge Ausgangsöffnung des Kanales nicht möglich. Zieht man zudem noch in Betracht, daß der LAURERsche Kanal häufig nicht eine einzelne Öffnung besitzt, sondern die Eintrittsstelle durch besondere siebartige Beschaffenheit der betreffenden Haut gekennzeichnet ist, so dürfte der wenig entwickelte Penis überhaupt nicht der Begattung dienen.

2. Die Anwesenheit von Sperma im LAURERschen Kanal.

Dabei muß ich betonen, daß sich im Gegensatz zum Verbreitungsstadium nur männliche Geschlechtsprodukte in vollständig intaktem Zustande im Kanal befinden. Es ist außerdem evident, daß der LAURERsche Kanal nur zur Zeit der Geschlechtstätigkeit prall mit Sperma gefüllt ist. Da der größte Teil des Uterus während des ganzen Lebens des Parasiten spermafrei ist, so ist ein Einwandern auf diesem Wege ausgeschlossen, und es bleibt nur der LAURERsche Kanal dafür übrig.

3. Das Fehlen eines Receptaculum seminis.

Daraus, daß verschiedene Autoren die Anwesenheit eines Receptaculums erwähnen, geht hervor, daß sie das Verbreitungsstadium zur Untersuchung vor sich hatten; denn in diesem Moment könnte der Endkomplex als Receptaculum aufgefaßt werden. Sofern aber der genannte Endkomplex ein Receptaculum vorstellen würde, müßte nach den in unserm Fall vorliegenden Verhältnissen ein LAURERscher Kanal fehlen, was aber nicht stimmt.

4. Die Anwesenheit von Sperma im Centralraum, während der einmündende Uterus kein solches enthält.

5. Die Anwesenheit von Sperma in der Cystenflüssigkeit.

Die Cystenflüssigkeit besitzt die Temperatur des Wirtskörpers, und es dürfte der Aufenthalt des Spermas in diesem Medium seiner Lebenskraft keinen Eintrag tun. Damit ist die Möglichkeit für die Samenfäden vorhanden, auf passive oder aktive Weise an die Ausmündungsstelle des Laurerschen Kanales zu gelangen.

6. Beobachtungen am lebenden Objekt.

Es gelang mir in besonders günstigen Fällen, die Tätigkeit des Laurerschen Kanales zweifellos festzustellen. Die Bewegung ist eine doppelte. In erster Linie bezieht sie sich auf eine Veränderung der Länge, d. h. man bemerkt ein Hin- und Hergleiten des Kanales von der Oberfläche zum Centralraum. Dann findet gleichzeitig eine fortwährende Verengung und Erweiterung wechselweise statt. Durch diese zwei Bewegungen wird das Sperma im Innern bewegt, und es ist von entscheidender Bedeutung, daß das Sperma von außen nach innen getrieben wird.

Aus diesen angeführten Beobachtungen bin ich zu folgendem Schlusse gelangt: Der Laurersche Kanal dient zur Zeit der geschlechtlichen Tätigkeit der Befruchtung.

Eine Begattung durch den Laurerschen Kanal findet nicht statt.

b. Verbreitungsstadium.

Ich kann es nicht unterlassen, die Bedeutung des Laurerschen Kanales in funktioneller Beziehung auch auf dieser Stufe näher zu erörtern, trotzdem von einer eigentlichen Funktion nicht mehr gesprochen werden kann. Für sich allein betrachtet, könnten diese Verhältnisse gerade das Gegenteil von dem, was ich soeben für das Geschlechtsstadium festgestellt habe, vermuten lassen.

Mit Abschluß der Geschlechtstätigkeit treten im Aussehen und der Beschaffenheit des Laurerschen Kanales große Veränderungen ein, die ich weiter oben geschildert habe. Es geht weiter aus den dort angeführten Beobachtungen hervor, daß der Befruchtungsvorgang eingestellt wurde. Die Zellen der Keimdrüsen beginnen sich massenhaft von ihrem Mutterboden loszulösen und gelangen auf dem Wege der Drüsenkanäle in den Centralraum. Von hier aus werden sie in den Uterus und in den Laurerschen Kanal abgeschoben. So erklärt sich die Anwesenheit von diesem sonst nicht vorhandenen Keimmaterial aus dem allmählich beginnenden Zerfall der Genitaldrüsen. Die Erscheinung ist unter den Trematoden schon häufig beobachtet worden und dürfte jedenfalls allgemein verbreitet sein. Hingegen ist man in der Auffassung über die Ursachen des Vor-

ganges noch nicht einig. Es wird heute vielfach angenommen, daß die Keimzellen und eventuell auch Dotterzellen zur Zeit der Geschlechtstätigkeit in den LAURERschen Kanal gelangen und zwar als überschüssige Geschlechtsprodukte. In allen Fällen, in denen die Erscheinung beobachtet wurde, handelt es sich um einen Vorgang mit gleichbleibendem Endziel. Der Ausgangspunkt scheint aber nicht in jedem Fall derselbe zu sein.

B. Über den sexuellen Dimorphismus.

Im allgemeinen sind die Trematoden Zwitter. Männliche und weibliche Genitalien funktionieren im gleichen Individuum. Es sind jedoch im Laufe der Zeit auch Abweichungen von diesem allgemeinen Verhalten bekannt geworden. Eine vollständige Trennung der Geschlechter ist in einer einzigen bis heute bekannten Gattung verwirklicht, nämlich bei *Schistosomum*. Daneben sind eine Anzahl von Formen beschrieben worden, bei denen unverkennbar eine Tendenz vorhanden ist, sich vom Hermaphroditismus zum Gonochorismus zu entwickeln. Es ist freilich in manchen der in dieser Richtung gedeuteten Fälle schwer mit Sicherheit festzustellen, ob nicht etwa individuelle Schwankungen im Trematodenkörper eine solche Erscheinung vortäuschen. Eine gute Aufklärung brachte in dieser Beziehung die Erforschung der cystenbewohnenden Trematoden. Bei ihnen spricht schon das Zusammenwohnen von zwei Individuen für eine getrenntgeschlechtliche Entwicklungstendenz. So kommt ODHNER in seiner Arbeit »Zur Anatomie der Didymozoen« zum Schlusse, daß es nach dem heutigen Stand der Kenntnisse als wahrscheinlich zu betrachten sei, daß sich die cystenbewohnenden Trematoden in der Entwicklung zur Trennung der Geschlechter befinden. Es handelt sich in seiner Arbeit speziell um *Wedlia bipartita*. Schon WAGNER fand diesen Parasiten im Jahre 1858 in Cysten auf den Kiemen eines Tunfisches. Dabei fiel ihm der Größenunterschied der beiden je in eine Cyste eingeschlossenen Individuen auf. Ferner war der größere der beiden Partner mit Eiern gefüllt, während im kleineren keine zu finden waren. Diese Merkmale schienen dem Autor entschieden auf einen in gewissem Grad entwickelten geschlechtlichen Dimorphismus hinzudeuten. Andre Forscher, wie z. B. ARIOLA glauben, daß es sich um zwei verschiedene Entwicklungsstadien handle. Entschieden wurde die Frage endgültig durch die oben zitierte Arbeit ODHNERS. Der Verfasser weist nach, daß *Wedlia bipartita* wirklich sexuell dimorph ist. Das kleinere Individuum ist das Männchen, während das größere das Weibchen darstellt.

Die Trennung der Geschlechter ist jedoch nicht so weit vorgeschritten wie bei *Schistosomum haematobium,* indem das Männchen noch einen ganz rudimentären weiblichen Genitalapparat besitzt. Beim Weibchen sind dagegen nur mehr die männlichen Leitungswege vorhanden. Eine weitere Form, die zu den bis zu einem bestimmten Grad getrennt-geschlechtlichen Trematoden zu zählen ist, ist *Köllikeria.* Ferner berichtet van Beneden über *Nematobothrium filarina.* Dieser Trematode kommt auch zu zweien in Cysten vor. Die beiden Individuen sind verschieden groß und nehmen eine ganz besondere gegenseitige Lage ein, indem das dickere Tier um das dünnere aufgerollt ist. Zudem enthält letzteres viel weniger Eier, die sich von denjenigen des Partners noch durch abweichende Farbe unterscheiden. Offenbar handelt es sich hier um einen Parasiten, der sich zum Gonochorismus entwickelt, bei dem indessen der Prozeß sich noch auf einem frühen Stadium befindet. Auch *Monostomum filicolle* Rud. ist vielleicht der Gruppe der Trematoden, die in der Trennung der Geschlechter begriffen sind, zuzuweisen. Allerdings beurteilt A. Mueller die Unterschiede der beiden Partner einer Cyste von ganz andern Gesichtspunkten aus. Der Verfasser glaubt zwei Individuen von verschiedener Entwicklungsstufe in einer Cyste vorzufinden. Das jüngere und kleinere enthält keine Eier, während der Partner einen durch die angehäuften Eimassen aufgetriebenen Hinterkörper besitzt. Es läßt sich in diesem Fall noch nicht entscheiden, ob nicht ein sexueller Dimorphismus vorliegt; die Vermutung liegt aber nahe. Die Begründung der immer auftretenden Unterschiede durch die verschiedene Entwicklungsstufe der Individuen ist nach meiner Auffassung bei cystenbewohnenden Trematoden nicht ganz einwandfrei, weil eine zeitlich getrennte Einwanderung an den definitiven Wohnort geradezu vorausgesetzt werden müßte. In diesem Fall aber müßte ein regelmäßiges Vorkommen von zwei Partnern in einer Cyste als zufällig erklärt werden. Bei *Didymozoon scombri,* das ebenfalls meistens zu zweien in Cysten eingeschlossen ist, findet Odhner hingegen nicht die geringste Anbahnung einer Geschlechtertrennung. Ebenso ist in dieser Beziehung über *Monostomum lacteum,* der ebenfalls ein Cystenbewohner aus *Cottus scorpius* ist, nichts bekannt. Bei einer Anzahl andrer cystenbewohnender Trematoden, wie: *Monost. hemifuscus, Dist. erinaceum, Balfouria monogama* und *Dist. cucumerinum* sind sexuelle Unterschiede bis jetzt nicht beobachtet worden.

Wie man sieht, ist eine deutliche Anbahnung zur Geschlechtstrennung in relativ wenigen Fällen sicher festgestellt. Das kann uns aber nicht abhalten anzunehmen, daß, wie Odhner bemerkt, die

cystenbewohnenden Trematoden auf dem Wege zum Dimorphismus sich befinden; denn es ist natürlich, wenn wir bei einem solchen Vorgang alle möglichen Entwicklungsstufen, vom vollständig dimorphen bis zum hermaphroditen Parasiten, finden.

Was nun *Collyriclum faba* betrifft, so sind genauere Untersuchungen über das geschlechtliche Verhalten der beiden Partner bis heute nicht gemacht worden. Von den früheren Autoren wurde der Größenunterschied der beiden Individuen festgestellt, und ebenso machte WILLEMOES-SUHN auf den Umstand aufmerksam, daß der eine Partner gewöhnlich mehr Eier enthält. Ich habe an andrer Stelle ausgeführt, daß die geschlechtliche Tätigkeit des Parasiten nur einen Abschnitt in seinem Leben bildet, und daß er sich nachher andern Zwecken anpaßt. Zur Beurteilung der vorliegenden Frage kommt aus diesem Grunde nur das Geschlechtsstadium in Betracht. In den folgenden Tabellen wurden die Ergebnisse der Untersuchungen von Cystenpaaren auf dem Geschlechtsstadium zusammengestellt.

1. Cyste.

Partner	Größe mm	Hoden	Uterussack	Keimstock	Eier	LAURERscher Kanal
1.	6,1/4,8	klein und als unkompakte Masse sichtbar	stark entwickelt	groß	zahlreich braun	Öffnung nach außen: vorhanden
2.	4,88/4,8	zwei vollentwickelte ovale Hoden	sehr schwach entwickelt	kleiner	wenig heller	ohne sichtbare Öffnung

2. Cyste.

Partner	Größe mm	Hoden	Uterussack	Keimstock	Eier	LAURERscher Kanal
1.	4,63/5,4	links vorhanden, rechts fehlend	groß Breite: 162 μ	stark entwickelt	zahlreich	Öffnung vorhanden
2.	4,39/5,0	normal entwickelt, links: 98,1/48,6 μ rechts: 81,0/48,6 μ	klein Breite: 51 μ	weniger stark entwickelt	wenig	Öffnung nicht sichtbar

3. Cyste.

Partner	Größe mm	Hoden	Uterussack	Keimstock	Eier	LAURERscher Kanal
1.	4,88/6,4	links: 49/32 μ rechts: kaum sichtbar	groß Breite: 210 μ	stark entwickelt und rechts von der Schalendrüse gelegen	sehr zahlreich	Öffnung vorhanden
2.	4,75/5,24	links: 97/48,6 μ rechts: 97/64,8 μ	schwach Breite: 81 μ	weniger entwickelt und links von der Schalendrüse gelegen	wenig	Öffnung nicht sichtbar

4. Cyste.

Partner	Größe mm	Hoden	Uterussack	Keimstock	Eier	LAURERscher Kanal
1.	3,37/4,05	beiderseits sehr schwach	Stark entwickelt	groß	zahlreich	Öffnung vorhanden
2.	3,0/3,3	beiderseits stark	klein	weniger stark	wenig	Öffnung nicht sichtbar

5. Cyste.

Partner	Größe mm	Hoden	Uterussack	Keimstock	Eier	LAURERscher Kanal
1.	4,72/4,35	beiderseits sehr klein	stark	gut entwickelt	zahlreich	Öffnung vorhanden
2.	3,6/4,2	beiderseits groß	sehr klein	schwach	wenig	Öffnung nicht sichtbar

Es ist zunächst festzustellen, daß sich an allen in den Tabellen angeführten Paaren von Cystenbewohnern ein gewisser Größenunterschied bemerkbar macht, und zwar ist der größere Partner regelmäßig mit besser entwickelten weiblichen Genitalien ausgestattet. Der Unterschied in der Größe ist auf der Stufe der Geschlechtstätigkeit noch relativ klein. Er bildet sich erst auf dem Verbreitungsstadium aus. Dies zeigen die beiden auf S. 470 angeführten Tabellen. Die Fläche der dor-

salen Seite beträgt im ersten Fall 4,22 und 4,38 qmm; während auf der späteren Stufe die entsprechenden Maße 7,23 und 9,54 qmm betragen. Es ist bezeichnend, daß immer das mehr weibliche Individuum größer ist. Der Größenunterschied ist also, wenn er auf dem Geschlechtsstadium auch noch nicht scharf hervortritt, begründet in der differenten sexuellen Ausbildung der beiden Partner.

Die Hoden weisen in ihrer Entwicklung bei den beiden Individuen größere Schwankungen auf. In ganz wenigen Fällen waren sie bei beiden Partnern gleich stark. Die Mehrzahl der von mir untersuchten Paare aber zeigt deutliche Unterschiede. In einigen Fällen waren bei beiden Parasiten einer Cyste je zwei Hoden vorhanden; jedoch so, daß sie bei dem mit besser entwickelten weiblichen Genitalien bedeutend kleiner waren. Andre Paare unterscheiden sich in bezug auf die Ausbildung der Hoden insofern, als der eine Partner nur einen einzigen Hoden besitzt, während der andre ganz fehlt oder nur äußerst schwach entwickelt ist. Ferner kann es vorkommen, daß das eine Exemplar gar keinen ausgebildeten Hoden besitzt. Man kann in diesen Fällen nur mehr unregelmäßig zerstreute Zellkomplexe unterscheiden. Offenbar ist bei solchen Individuen die Reduktion am weitesten gediehen. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der mehr männliche Partner regelmäßig gut entwickelte Hoden besitzt; während sie beim mehr weiblichen in verschieden hohem Grade rückgebildet sind.

In bezug auf den Uterussack ist zu bemerken, daß die Differenzen in seiner Ausbildung bei den beiden Partnern am auffälligsten sind. Die größten Unterschiede treten aber erst auf dem Verbreitungsstadium auf. Es beträgt jedoch schon auf dem Geschlechtsstadium die größte Breite des Uterussackes bei den mehr weiblichen Partnern der Cysten 2 und 3 beinahe das Dreifache von derjenigen der mehr männlichen. Auch hinsichtlich des Inhaltes des Uterussackes unterscheiden sich die beiden Individuen einer Cyste, indem das eine regelmäßig zahlreiche Eier mit der typisch braunen Färbung besitzt; während das andre bedeutend weniger und hellere enthält.

Der Keimstock zeigt die geringsten Differenzen. Er ist immer vorhanden und variiert nur in seiner Größe. Der ganze Keimstock besitzt bei den mehr männlichen Individuen ein mageres Aussehen. Aus den Tabellen geht endlich hervor, daß der mehr weibliche Partner eine sichtbare Öffnung des Laurerschen Kanales nach außen besitzt; während sie beim männlichen Individuum nicht sichtbar ist. Zudem muß bemerkt werden, daß der Laurersche Kanal der ersteren mehr Sperma enthält. Die Tabelle S. 494 gibt uns in bezug auf die Mün-

dungsverhältnisse des LAURERschen Kanales nach außen näheren Aufschluß. Danach besitzt der männliche Partner eine siebartige Durchbrechung der Haut; während der weibliche eine Einzelöffnung hat. Es liegt nahe anzunehmen, daß im allgemeinen Verlaufe des Differenzierungsprozesses der LAURERsche Kanal des mehr männlichen Individuums in Reduktion begriffen ist, die sich in der Rückbildung der Ausmündung kundgibt.

Wenn ich zum Schlusse die Ergebnisse noch zusammenfasse, so kann folgendes festgestellt werden: Bei *Collyriclum faba* besteht ein sexueller Dimorphismus. Der kleinere Partner ist mehr männlich, während der größere mehr weiblich ist. Der Prozeß der Geschlechtstrennung ist deutlich erkennbar, befindet sich aber noch auf einem frühen Stadium.

C. Zur Frage über den senilen Zustand im Leben des Parasiten.

Es kommt in der Gruppe der Trematoden häufig vor, daß mit dem Moment, wo die Geschlechtstätigkeit abschließt, die gesamten Genitalien einer Rückbildung entgegengehen, währenddessen der Körper noch eines Wachstums fähig ist. Es ist nun die Frage aufgeworfen worden, ob man darin ein allgemeines Verhalten des Parasitenkörpers zu erblicken habe, oder ob es nur eine Folge von zufällig eintretenden wirksamen Faktoren sei. Im Sinne der ersten Auffassung sprechen WALTER, OFENHEIM und ODHNER, während LOOSS u. a. m. die zweite Ansicht vertritt. Beim heutigen Stand unsrer Kenntnisse in dieser Frage darf nicht außer Betracht gelassen werden, daß noch eine größere Zahl von sicheren Beobachtungen notwendig ist, um die Erscheinung verallgemeinern zu können. Ich werde im folgenden in erster Linie die Resultate meiner Untersuchungen an *Collyriclum faba* zusammenstellen und dann diese vergleichen mit den an andern Trematodenarten gewonnenen Ergebnissen.

Der erste Teil der hier gestellten Aufgabe ist schon in den vorangegangenen Kapiteln über Morphologie und Anatomie enthalten. Von einer Darstellung des ganzen Reduktionsprozesses auf dem Verbreitungsstadium darf ich hier aus diesem Grunde Umgang nehmen. Eine kurze Zusammenstellung der dort geschilderten Veränderungen unter Berücksichtigung der speziellen Frage nach der Senilität wird dem Zwecke der Orientierung am besten entsprechen.

Die Veränderungen des Parasitenkörpers auf dem Verbreitungsstadium beziehen sich auf: Körperform, Körpergröße, Genitalien, Parenchym und Bewegung.

1. Form. Während auf dem Geschlechtsstadium der Längsdurchmesser im allgemeinen noch größer ist, zeigt der Parasitenkörper auf der Verbreitungsstufe die umgekehrte Proportion.

2. Größe. Aus der Tabelle S. 470 geht hervor, daß die dorsale Fläche auf dem Verbreitungsstadium doppelt so groß ist als auf der früheren Entwicklungsstufe.

3. Genitalien. Die Geschlechtsdrüsen nehmen an Ausdehnung nach der Tabelle S. 470 nicht mehr zu; sondern werden im allgemeinen kleiner. In bezug auf ihre anatomische Beschaffenheit im Zusammenhang mit der genannten Größenabnahme habe ich namentlich die Hoden einer genaueren Untersuchung unterzogen. Dabei konnte ich feststellen, daß nach Abschluß der Geschlechtstätigkeit im Innern Hohlräume entstehen. Die noch vorhandenen Zellen verlieren den Zusammenhang, so daß der Hoden häufig direkt aufgelöst erscheint. Die Samenleiter werden ebenfalls zurückgebildet. Über das Verhalten des Laurerschen Kanales gibt die Tabelle S. 494 Aufschluß. Daraus ist ersichtlich, daß auf dem Verbreitungsstadium der Endkomplex auftritt und die Öffnung nach außen aufgehoben wird.

4. Parenchym. Das Körperparenchym wird mit zunehmendem Alter des Parasiten weitmaschiger.

5. Bewegung. Das Geschlechtsstadium zeichnet sich aus durch seine relativ hohe Beweglichkeit. Auf dem Verbreitungsstadium hat der Parasit diese eingebüßt. Es läßt sich nur mehr ein Hin- und Herschieben des Uterus feststellen.

Alle diese im Parasitenkörper eingetretenen Veränderungen stehen in enger Beziehung zueinander. So wird z. B. die Bildung des Endkomplexes hervorgerufen durch Veränderungen des Körperparenchyms, wie es S. 497 dargelegt wurde. Es dürften auch dieselben Vorgänge im Parenchym für die Auflösung der Hoden verantwortlich sein. Die ganze Erscheinung beschränkt sich nicht etwa nur auf einzelne Individuen, sondern hat für *Collyriclum faba* allgemeine Geltung. Der Zeitpunkt, wo der Reduktionsprozeß einsetzt, ist bestimmt. Er beginnt allgemein mit dem Abschluß der Geschlechtstätigkeit. Der Zustand, in den der Parasit mit diesem Moment eintritt, ist hauptsächlich gekennzeichnet durch seine reduzierte Bewegungsfähigkeit und seine Größenzunahme. Der Parasit ist aber noch nicht tot, was aus der Bewegung des Uterus hervorgeht. Damit steht also fest, daß die Reduktionsvorgänge nicht unmittelbar den Tod des Parasiten zur Folge haben. Daraus dürfte sich auch die Annahme rechtfertigen, daß der Parasit durch die eingetretenen Veränderungen sich nur andern

Zwecken anpaßt. Die Antwort auf die Frage nach diesen liegt in der besonderen Art der Entwicklung. Es wird im betreffenden Abschnitt ausgeführt, daß die Eier im Uterussack verweilen, bis sie samt dem mütterlichen Organismus vom Wirte ergriffen werden, um in den Darm befördert zu werden, wo sie die nötigen Entwicklungsbedingungen finden. Es wird für den Parasiten aus diesem Grunde zur Notwendigkeit, für die produzierten Eier Raum zu schaffen. Das geschieht durch die Vergrößerung des Uterusendabschnittes, was anderseits wieder eine Größenzunahme des Körpers zur Folge hat.

Die Frage der Senilität wird in der Literatur öfters behandelt. Sie besitzt offenbar für die Systematik eine besondere Bedeutung; denn es ist klar, daß durch eine weitgehende Umbildung des Parasitenkörpers, wie ich sie für *Collyriclum faba* festgestellt habe, die Gefahr naheliegt, die verschiedenen Entwicklungsstufen eines Parasiten als selbständige Formen aufzufassen. Schon WALTER hat versucht, bei augenfällig ähnlichen und zu derselben Zeit im gleichen Wirt auftretenden Formen eine Erklärung zu geben und kommt zum Schlusse, daß es sich um Entwicklungszustände einer und derselben Art handle. So stellte er bei *Monost. proteus* fest, daß hie und da Individuen auftreten, die von den allgemeinen Verhältnissen, namentlich in bezug auf die innere Organisation, ganz bedeutend abweichen. Solche Parasiten zeigten stark vergrößerte Darmschenkel, eine ganz auffällige Degeneration der Gewebe und der Organe. Im Parenchym fand er häufig Excretionsstoffe. Die Hoden besaßen Hohlräume im Innern. Daraus zieht er den Schluß, daß die Tiere ihre Geschlechtsreife überschritten haben. Gegen diese Auffassung spricht sich namentlich LOOSS aus, indem er zum Schlusse kommt, WALTER hätte gerade junge Individuen, die zudem noch schlecht erhalten waren, vor sich gehabt. Vom rein theoretischen Standpunkt aus lehnt LOOSS die Annahme eines senilen Zustandes ab. Er schreibt S. 619: »Es ist nicht einzusehen, warum die Parasiten nach Beendigung ihrer geschlechtlichen Tätigkeit noch auf unbestimmte Zeit weiterleben, und zwar allem Anschein nach gesetzmäßig usw. ... Ein solches Verhalten würde in bemerkenswertem Widerspruche zu demjenigen der übrigen wirbellosen Tiere stehen, die insgesamt dem Untergang anheimfallen, sobald sie ihre geschlechtliche Funktion definitiv erfüllt haben.« Ich kann dieser Erklärung vollständig beipflichten, sobald genauer präzisiert wird, wann beim Parasitenkörper der Moment eintritt, wo er seine geschlechtliche Funktion definitiv erfüllt hat. Es ist oben ausgeführt worden, inwiefern der nicht mehr Geschlechtsprodukte liefernde Körper noch

einen Zweck zu erfüllen hat. Es scheint mir, daß dieser Zweck, die Verbreitung der Art zu sichern, auch noch unter den Begriff der definitiven Erfüllung der geschlechtlichen Funktion gehöre. Dann allerdings, wenn seine Lebensziele restlos erfüllt sind, muß der Parasitenkörper zerfallen. Übrigens bemerkt Looss selbst S. 620, daß bei Cestoden mit der Geschlechtsreife häufig eine nachfolgende Reduktion der Keimdrüsen in gesetzmäßigem Zusammenhang stehe. Damit ist es notwendig geworden, sich auch bei den Trematoden mit derartigen Studien zu befassen, um so nach und nach die ganze Erscheinung mit Sicherheit unter einem allgemeinen Gesichtspunkt betrachten zu können. Ausgeschlossen ist das ganze Phänomen bei den Trematoden doch nicht, um so mehr es bei den nahestehenden Cestoden mit Sicherheit konstatiert ist.

Weitere interessante Forschungen unternahm Ofenheim an *Anaporrhutum albidum*. Er unterstützt die Auffassung Walters und bezeichnet derart veränderte Tiere als senil. Dem Autor fällt auf, daß der histologische Bau der Organe stark verschwommen erscheint und zweitens, daß das Körperparenchym weitmaschig wird. Es könnte natürlich eine derartige, scheinbare Deformation der Organe begründet sein in einer schlechten Konservierung; hingegen scheint mir in diesen Fällen ein solcher Einwand nicht stichhaltig zu sein.

Die von Looss an *Microscaphidium sagitta* gemachten Beobachtungen über die Differenzen von Individuen aus dem Anfang und dem Ende des Dickdarmes von *Chelone mydas* zeigen überraschende Ähnlichkeit mit meinen Beobachtungen an jüngeren und älteren Cystenbewohnern. Der Unterschied besteht einzig darin, daß nach Looss die veränderten Tiere aus dem Ende des Dickdarms tot sind, während ich bei *Collyriclum faba* wohl eine äußere Bewegung vermisse, hingegen eine Tätigkeit des Uterus immer feststellen kann. Es scheint mir, die beiden Verhalten brauchen sich nicht auszuschließen. Der Endoparasit, der seine Eier entweder im Darm des Wohntieres zur Entwicklung abgibt, oder mit dem Kot nach außen entleert, wo sie passiv an den Entwicklungsort gelangen, ist nicht gezwungen, dieselben zusammenzuhalten wie der Ectoparasit *Collyriclum faba*. Welche Erklärung für das Verhalten der Microscaphiiden gegeben werden muß, kann ich nicht entscheiden. Ich möchte aber fast annehmen, daß die späteren Individuen, die Looss als in gewisser Beziehung von den früheren verschieden beschreibt, auf einem ähnlichen Stadium sich befinden, wie es von mir beschrieben wurde. Looss sieht sie zwar als Jugendstadien an, die aus irgend einem Grunde nicht zur Eiproduktion gelangt sind.

Dabei denkt der Verfasser an klimatische Faktoren. Auffällig ist aber, daß sich diese Erscheinung an den Individuen einer Art in demselben Wirt zeigt, also unter Verhältnissen, wo eine Begründung durch Einwirkung äußerer Einflüsse, wie das Klima, sich schwer durchführen läßt.

V. Entwicklung.

A. Begattung.

Die Fälle, in denen eine Begattung bei Trematoden einwandfrei festgestellt ist, haben im Laufe der Zeit, nicht zum wenigsten infolge der besseren Hilfsmittel, bedeutenden Zuwachs erhalten. Als sicher in Copulation gefunden, können folgende Formen angeführt werden:

1. *Distomum clavigerum* (Looss).
2. *Distomum cylindraceum* (Linstow).
3. *Holostomum serpens* (Nitzsch).
4. *Synaptobothrium copulans.*
5. *Prosotocus confuscus* (Looss).
6. *Liolope copulans* (Cohn).

Über *Synaptobthrium copulans* schreibt Linstow, daß er neben einzelnen Individuen Pärchen fand, die sich mit den Bauchsaugnäpfen festhielten. Eine direkte Begattung konnte er indessen nicht feststellen, so daß in diesem Fall nur von einer Annahme gesprochen werden kann, wenn auch bei der gegenseitigen Lage der beiden Individuen der Vorgang der Copulation wahrscheinlich ist.

Bei *Collyriclum faba* wird heute eine direkte gegenseitige Begattung angenommen. Es ist ohne weiteres klar, daß die gegenseitige Lagerung und das Zusammenwohnen in einer Cyste überaus günstige Voraussetzungen für die Begattung bilden. Ebenso wird die Annahme einer Copulation unterstützt durch das regelmäßige Vorkommen von zwei Individuen in einer Cyste. Ich untersuchte mehr als 100 Cysten, und in allen Fällen waren zwei Parasiten vorhanden, außer in einem Fall, wo ich nur ein Exemplar fand. Nun war aber diese Cyste oben aufgerissen, und die Lagerung des anwesenden Individuums sowie die deutlichen Abdrucksspuren eines zweiten Parasiten auf der Innenwand der Cyste lassen es außer Zweifel erscheinen, daß ursprünglich ebenfalls zwei Individuen vorhanden waren. Es hat sich zudem im Laufe der Untersuchungen herausgestellt, daß der Träger des Parasiten die Cysten in einem gewissen Zeitpunkt selbst aufreißt, so daß man mit Sicherheit ein regelmäßiges Vorkommen von zwei Individuen in einer Cyste annehmen kann. Eine solche Gesetzmäßigkeit kann nicht zu-

fällig sein, vielmehr muß sie in irgend einem Lebensvorgang des Tieres begründet sein. Ein Lebensprozeß, der gerade zwei Individuen verlangt, kann allerdings nur in den Befruchtungsvorgängen gesucht werden.

Die sicherste Lösung der Frage nach der Art der Befruchtung bietet natürlich eine direkte Beobachtung. Von den früheren Autoren ist es einzig Miescher, der in seiner Arbeit im Abschnitt »Der Begattungsakt« S. 17 von solchen Beobachtungen schreibt. Nach ihm vollzieht sich eine direkte gegenseitige Begattung durch den Endabschnitt des Uterus. Nachdem ich aber festgestellt hatte, daß die Produktion von Geschlechtsprodukten zeitlich begrenzt ist, schien mir eine Begattung zur Zeit, wo die beiden Individuen eine dauernde gegenseitig ventrale Lage einnehmen, nicht recht verständlich; denn wie aus den Abschnitten über die Anatomie und Morphologie des Verbreitungsstadiums hervorgeht, hat die Geschlechtstätigkeit zu dieser Zeit aufgehört. Es wurde durch jene Untersuchungen festgelegt, daß der Befruchtungsvorgang sich nur auf dem Geschlechtsstadium vollzieht. Die Beobachtungen Mieschers sind damit aber nicht in Einklang zu bringen; denn der Autor spricht von einer dauernden gegenseitigen Lage und von dem vollständigen Mangel an äußerer Bewegung der beiden copulierenden Individuen. Daraus geht hervor, daß der Begattungsakt nach Miescher sich auf dem Verbreitungsstadium vollzieht. Durch meine Untersuchungen an Cystenpaaren auf dem Verbreitungsstadium konnte ich die Anwesenheit von zwei Bändern feststellen, die genau von der Mündungsstelle der Genitalien aus von einem Individuum zum andern sich erstrecken. Sie bestehen aber bei genauerer Betrachtung aus einem Eistrome, der sich beim Trennen der beiden Individuen aus den Uteri der Tiere ergießt. Öfters ist auch nur ein Band zu beobachten. Es rührt dies davon her, daß das mehr männliche Individuum häufig fast keine Eier enthält. Ich muß, von diesen Beobachtungen geleitet, fast annehmen, daß Miescher bei seinen Untersuchungen mit der Lupe diese Bänder für die Cirri hielt. Es ist mir bei keinem der untersuchten Pärchen gelungen, eine Begattung durch den Endabschnitt des Uterus festzustellen. Zudem habe ich eine größere Zahl von Schnitten ganzer Cysten hergestellt, wobei es nur ausnahmsweise vorkam, daß der Cirrus schwach vorgestülpt, niemals aber in den Endteil des Uterus eingeführt war.

Gegen eine Begattung im obigen Sinne spricht auch der Umstand, daß der größte Teil des Uterus spermafrei ist. Einem Einwandern der Samenfäden durch den Uterus müßte übrigens die Bewegung desselben,

die derart ist, daß sie die Eier nach dem Ausgange zu schiebt, entgegenwirken.

Über die Art und Weise der Befruchtung, wie sie bei *Collyriclum faba* in Wirklichkeit vollzogen wird, verweise ich auf die beiden Kapitel über den LAURERschen Kanal.

Ich kann die Ergebnisse meiner Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung folgendermaßen zusammenfassen: Eine Begattung im Sinne MIESCHERS halte ich für unwahrscheinlich. Die Erzeugung von Nachkommen vollzieht sich vielmehr durch freies Einwandern der Spermatozoen in den LAURERschen Kanal und eine nachfolgende Befruchtung der Eizellen im Centralraum.

Schon LEUKART spricht sich S. 378 über *Distomum lanceolatum* dahin aus, daß eine Befruchtung auf dem Wege des LAURERschen Kanales durchaus in der Möglichkeit liege. Er hält sie für sehr wahrscheinlich, da er im Innern des Uterus kein Sperma entdecken konnte, und nur der Endteil enthielt zuweilen Samenfäden. Ihm erscheint es unwahrscheinlich, daß das Sperma den langen mit Eiern gefüllten Uterus zurücklegen kann, um im Centrum der Genitaldrüsen erst die Befruchtung zu vollziehen. Interessante Beobachtungen über die Befruchtung bei *Liolope copulans* liefert COHN. Er fand den Parasiten in Copulation und zwar unter Benutzung des LAURERschen Kanales. Er hat diesen Vorgang selbst noch auf Schnittserien feststellen können, so daß an diesen Ergebnissen nicht zu zweifeln ist, wenn sie auch der heute mehr oder weniger allgemeinen Annahme über die Funktion des LAURERschen Kanales zuwiderlaufen.

B. Eibildung.

Aus den hierüber gemachten Beobachtungen geht hervor, daß der Prozeß der Eibildung sich bis zu seinem Abschlusse über einen ansehnlichen Teil des Uterus ausdehnt. Ich konnte im allgemeinen ganz ähnliche Verhältnisse feststellen, wie sie z. B. LEUKART bei Bothriocephaliden S. 896 I. T. schildert.

Die Befruchtung der Eizellen soll nach LOOSS u. a. m. sich im Anfangsteile des Uterus vollziehen. Es ist aber durchaus möglich, daß in bezug auf diesen Vorgang bei den Trematoden Verschiedenheiten zu finden sind. In allen jenen Fällen, wo eine Befruchtung im Uterusanfang vor sich geht, finden wir etwas andre Verhältnisse hinsichtlich des Zusammentrittes der verschiedenen Drüsenkanäle als bei *Collyriclum faba*, insofern nämlich als kein eigentlicher Centralraum besteht.

Es liegt auf der Hand, daß bei solchen Parasiten die Befruchtung im Uterusanfang stattfindet. Bei *Collyriclum faba* tritt sie im Centralraum ein. Die befruchtete Eizelle und das in ihrer Umgebung angesammelte Dottermaterial wird mit der sie umschließenden, durchsichtigen und lichtbrechenden Substanz aus dem Centralraum in den Uterus abgeschoben. Hier bilden sich nach und nach die Umrisse der Eier in Form von zarten Linien heraus. Letztere werden immer kräftiger und stellen schließlich die Eischale dar. Taf. XII, Fig. 25 stellt einen Schnitt durch den Uterus nahe am Centralraum dar. Wichtig ist es, bei der Beurteilung der vorliegenden Verhältnisse festzustellen, daß die erwähnten Linien im Centralraum noch vollständig fehlen. Der Prozeß der Schalenbildung vollzieht sich also im Uterus. Das Schalenmaterial befindet sich offenbar in der Grundsubstanz und wird von letzterer im Uterus ausgeschieden. Wie aus Taf. XII, Fig. 26 hervorgeht, wird die im vorderen Uterus anwesende Substanz bei der Eibildung restlos aufgebraucht. Mit der Bildung der Schale geht auch ein Farbenwechsel Hand in Hand. Die unfertige Schale ist noch farblos. Deshalb ist der Uterus in seinem Anfangsteil weiß. Die hinteren Uterusschlingen, namentlich der Endsack, wo sich fertig gebildete Eier befinden, sind braun bis dunkelbraun. Über die fertigen Eier von *Collyriclum faba* finden sich in der Literatur einige wenige Angaben. So erwähnt Kossack in seiner Arbeit ihre Größe. Sicherlich gehört auch diese zu den Erkennungszeichen der Trematodeneier. Das wichtigste Merkmal ist es indessen nicht. Vielmehr verdienen sowohl Form als besondere Eigentümlichkeiten in der Struktur der Oberfläche eine genauere Prüfung.

Was zunächst die Größe betrifft, so ist dieselbe variabel. Sie ist schon beim gleichen Individuum etwas verschieden. Besonders aber konnte ich feststellen, daß sie mit dem Wirte sich bedeutend ändert. Die folgende Zusammenstellung zeigt uns, in welcher Weise das geschieht.

Wirt	Länge der Eier	Dicke der Eier
Fringilla coelebs	19,8 μ	12,6 μ
Passer dom.	14,4 μ	10,8 μ
Muscicapa gris.	14,0 μ	9,4 μ

Dadurch, daß die Länge zur Dicke nicht immer in der gleichen Proportion steht, kann auch eine gewisse Formveränderung eintreten, so daß man häufig im gleichen Individuum länglich ovale und fast runde

Eier findet. Von besonders charakteristischen Merkmalen sind zwei zu erwähnen.

1. Das dickere Ende des Eies besitzt seitlich einen kleinen Fortsatz. Er ist an seiner Basis relativ breit, und die Spitze ist stumpf.

2. Am vorderen dünneren Ende befindet sich der Deckel. Er ist flach und bildet da, wo er der Schale aufsitzt, einen erhöhten Rand, so daß an dieser Stelle auf dem Umfange des Eies eine deutlich sichtbare Vorwölbung entsteht. Sie bildet sich dadurch, daß sowohl Deckel als Eischale sich an der Berührungsstelle nach außen umbiegen (Taf. XII, Fig. 34).

C. Ablage der Eier.

In bezug auf den Zeitpunkt der Eiablage zeigen die Trematoden ein verschiedenes Verhalten. Im allgemeinen scheinen die ectoparasitischen Trematoden die Eier schon früh an den Entwicklungsort abzulegen, wo sie sich vermittels der Filamente anheften. Dies geschieht vor der beginnenden Embryonalentwicklung. Anders aber die Mehrzahl der Endoparasiten. Hier wird die ganze oder doch der größte Teil der Embryonalentwicklung im mütterlichen Uterus vollzogen. Das Ei von *Collyriclum faba* hält ungefähr die Mitte. Der Embryo entwickelt sich bis zu einem bestimmten Grad im Uterussack. Zur definitiven Ausbildung aber gelangt er erst außerhalb des mütterlichen Organismus. Es war also zunächst zu untersuchen, wohin die Eier nach dem Verlassen des Uterus gelangen. Die früheren Arbeiten über *Collyriclum faba* haben in dieser Richtung wenig Aufklärung gebracht. Die einzigen Beobachtungen stammen von Miescher. Er bekam nämlich im September einen Sperling mit gänzlich veränderten Cysten. Sie waren zusammengeschrumpft und teilweise hart geworden. Als er sie öffnete, konnte er nur noch einzelne Überreste der beiden Cystenbewohner konstatieren. Eine andere Cyste enthielt Parasiten, die vollständig eingetrocknet waren. Miescher vermutet nun, die Eier könnten im nächsten Jahre beim Brüten direkt aus der Cyste in das warme Nest gelangen, um sich dort zu entwickeln. So erklärt er sich auch die Tatsache, daß der Parasit nur an jungen Vögeln auftritt. Es schien mir aber unwahrscheinlich, daß eingetrocknete Eier in das Nest gelangen, und wenn das auch geschehen würde, so würden sie sich in einem derart trockenen Medium kaum entwickeln können. Ich glaube vielmehr, daß Miescher hier einen Fall vor sich gehabt hat, bei dem ein Weiterentwickeln ausgeschlossen ist, was ich weiter unten im Zusammenhang mit dem Verbreitungsstadium noch näher beleuchten werde.

Die ersten Aufschlüsse über den Ort der Eiablage gaben mir die Untersuchungen an Sperlingen; später wurden jene Beobachtungen durch das Experiment bestätigt.

Im Januar 1915 erhielt ich einen Sperling, der im Darm eine große Zahl von *Collyriclum*-Eiern enthielt. Ich muß hier noch bemerken, daß bei diesen Untersuchungen sämtliche Leibesorgane in Betracht gezogen wurden; denn die Möglichkeit, den Parasiten in seiner Entwicklung im Innern des Wirtes zu finden, lag nahe. Die im Darm des erwähnten Sperlings gefundenen Eier enthielten durchwegs einen wohlausgebildeten Embryo. Zudem konnte ich feststellen, daß einzelne die Schalen schon verlassen hatten, indem der Deckel des Eies vollständig abgehoben wurde. Bei genauerer Untersuchung gelang es mir nun auch, im Darmbrei frei bewegliche Embryonen zu konstatieren. Es konnte offenbar kein Zufall sein und legte mir die Vermutung nahe, es möchten die Eier normalerweise in den Darm des die Cysten tragenden Wirtes gelangen. Die Anwesenheit der Eier im Darminhalt konnte ich in der folgenden Zeit noch häufig feststellen und zugleich auch die Tatsache, daß die Embryonen in großer Zahl die Eier an diesem Ort verlassen. Vorläufig konnte ich aber die Frage nicht endgültig entscheiden; denn geschlechtsreife Parasiten waren noch keine erhältlich. Als dann aber im Juni die ersten cystentragenden Vögel verschafft werden konnten, schritt ich sofort zum Experiment. Ich versuchte zunächst durch irgend ein Mittel auch außerhalb des Darmes die Embryonen zum Ausschlüpfen zu bringen. Zu diesem Zwecke verbrachte ich die Eier in Wasser, das zuvor auf 35—40° C. erwärmt wurde. Die Schale mit den Versuchsobjekten verbrachte ich in den Thermostaten, um eine konstante Temperatur darauf einwirken zu lassen. In bestimmten Zeitabständen wurden Proben entnommen und untersucht. Es gelang mir aber niemals ein Ausschlüpfen der Embryonen festzustellen. Nach einigen Tagen begann der angelegte Embryo meistens zu zerfallen. Damit ist erwiesen, daß im Wasser eine Weiterentwicklung nicht erfolgen kann. Das zweite Experiment bestand darin, daß ich Eier aus dem Uterus eines lebenden Parasiten auf ein Hautstück des Sperlings brachte und letzteres in den Thermostaten legte. Natürlich war dabei Erfordernis, das Präparat beständig feucht zu halten. Aber auch dieser Versuch brachte ein negatives Resultat. Endlich nahm ich ein Stück vom Darm eines frisch getöteten Sperlings, brachte die Eier hinein und stellte das Ganze ebenfalls in den Thermostaten unter konstante Temperatur. Schon nach 12 Stunden konnte ich deutlich beobachten, daß die Deckel der Eier sich zu lösen begannen, und nach

24 Stunden ließen sich die ausgeschlüpften Embryonen in größerer Zahl feststellen. Um jede im Experiment eventuell vorhandene Fehlerquelle auszuschalten, vermischte ich die Eier mit aufgeweichter Nahrung, die ich den zu diesem Zwecke gehaltenen Kanarienvögeln verabreichte. Nach 2—3 Tagen zeigten sich in den Excrementen der infizierten Vögel regelmäßig viele leere Eischalen und ebenso Embryonen, die sich relativ lebhaft bewegten. Damit glaube ich den Beweis erbracht zu haben, daß die Eier in den Darm des die Cysten tragenden Wirtes gelangen müssen, um dort ihre Entwicklung fortzusetzen. Bei den endoparasitischen Trematoden werden die Embryonen in zahlreichen Fällen im Darm eines Wirtes frei. Der Unterschied bei *Collyriclum faba* zu jenen besteht nur darin, daß die Eier in den Darm des die geschlechtsreifen Parasiten tragenden Wirtes gelangen.

Die weitere Frage, die hier behandelt werden muß, ist die, zu erfahren, auf welchem Wege die Eier in den Darm des Sperlings gelangen. In erster Linie konnte man an die Aufnahme mit der Nahrung denken, in der Weise, daß die auf gewisse Nahrung der Sperlinge verbrachten Eier in den Darm übergeführt werden. Ich habe im biologischen Teil die Möglichkeit einer solchen Übertragungsart näher erörtert und kam zum Schlusse, daß sie nicht wahrscheinlich ist. Man könnte allerdings auch annehmen, daß die Eier mit der Cystenflüssigkeit durch die Öffnung den Ausgang finden und ihren Bestimmungsort erreichen. Dagegen aber spricht der Umstand, daß die Cystenflüssigkeit in der Regel keine Eier enthält, d. h. die Eier sammeln sich im Endsack des Uterus an. Auf den richtigen Weg über die Übertragungsweise der Eier von *Collyriclum faba* in den Vogeldarm führte mich eine Beobachtung an einem Gartenrotschwänzchen. Dasselbe besaß einige Cysten, von denen zwei aufgerissen und zerfetzt waren. Es machte mir den Eindruck, als ob diese Risse durch den Vogelschnabel verursacht seien. Als ich im Innern der Cyste nachsah, konnte ich nur ein Exemplar von *Collyriclum faba* entdecken, trotzdem die Spuren eines zweiten auf der Wandung deutlich vorhanden waren. Auch der übriggebliebene Parasit war an dem der Cystenöffnung zugekehrten Ende zerrissen. Die gleiche Erscheinung konnte ich später öfters feststellen, und zwar stellte es sich heraus, daß die aufgerissene Cyste immer Bewohner mit reifen Eiern im Uterus beherbergte. Dies verlangte eine Erklärung, indem ich einen Zusammenhang mit der Übertragungsweise der Eier bestimmt vermutete. Zunächst fiel mir auf, wie schon Miescher betonte, daß die Cyste äußerlich durchaus nicht immer den gleichen Eindruck macht.

Nachdem sie bis zu ihrer maximalen Ausdehnung herangewachsen ist, hat sie auch den größten Grad der Straffheit erlangt. Sie gleicht dann einem festen Gummiball. In diesem Zustand dürfte es für den Vogelschnabel unmöglich sein, die Cyste aufzureißen. Nach einiger Zeit aber, sobald nämlich die reifen Eier der Parasiten sich im Uterussack angesammelt haben, beginnt sie zu schrumpfen. Im biologischen Teil dieser Arbeit ist auseinander gesetzt, wodurch dieser Prozeß hervorgerufen wird. Die Cyste wird nicht kleiner; die Veränderung bezieht sich hauptsächlich auf ihre Oberfläche, so daß in diesem Moment dem Vogelschnabel genügend Angriffspunkte zum Aufreißen geboten sind. Ich suchte nun an lebenden Tieren Beobachtungen zu sammeln. In der Tat sah ich verschiedentlich cystentragende Sperlinge, wie sie mit dem Schnabel an den Cysten rissen. Dazu kommt noch ein weiterer Umstand. Vögel, die noch Cysten trugen oder bei denen noch deutliche Spuren von Cysten vorhanden waren, enthielten in der Regel die Parasiteneier im Darm.

Ich glaube damit als sicher feststellen zu können, daß der Träger des Parasiten selbst die Cysten aufreißt, die Bewohner verschlingt und so dem Parasiten seine Fortentwicklung sichert.

D. Embryonale und postembryonale Entwicklung und Übertragung auf neue Wirte.

Der Prozeß der Eifurchung tritt schon im vorderen Uterusteil auf. Nach meinen dahingehenden Untersuchungen kann derselbe mit demjenigen von *Dist. hepaticum* nach Leukart verglichen werden. Nachdem die Eizelle sich geteilt und vergrößert hat, tritt eine Abscheidung von Zellen nach der Oberfläche hin auf. Diese Oberflächenzellen platten sich immer mehr ab, verlieren ihren Kern und wandeln sich schließlich in das Epithel des inzwischen gebildeten Embryos um. Der Nahrungsdotter macht auch gewisse Veränderungen durch. Er wird bei der allmählichen Herausbildung des Embryos beiseite geschoben, so daß er am Ende des Prozesses in Form eines Bandes der einen Seite des Embryonalkörpers anliegt. Zudem geht die Dottermasse nach und nach ihrer vollständigen Auflösung entgegen. Die Umrisse werden immer verschwommener, und die Masse selbst verliert ihre einstige körnige Beschaffenheit. Schließlich liegt der zum Ausschlüpfen bereite Embryo in einer gleichmäßig hyalinen Substanz.

Die Gestalt des freien Embryo ist verschieden. Häufig trifft man ihn in der Form, wie sie Taf. XI, Fig. 5 skizziert wurde. Der Körper ist lanzettlich. Im vorderen Drittel bildet sich eine sanfte Einschnürung,

so daß der Körper in zwei Teile zerfällt, einen kleineren Kopfteil und den größeren Leib. Beide sind an den Polen zugespitzt. Die Bewegungen des Embryo sind langsam. Er kriecht über die Unterlage, indem er sich in der Längsachse ausdehnt und zusammenzieht. Es ist mit Rücksicht auf diese Veränderlichkeit der Gestalt nicht gut möglich, ein genaues Größenmaß anzugeben. Solange er sich im Ei befindet, beträgt seine Länge im Mittel 16,9 μ bei einer Dicke von 6,5 μ. Nach dem Verlassen der Eihülle wächst er in kurzer Zeit auf das Drei- und Vierfache, sofern er sich nicht encystiert. Das Ausschlüpfen konnte ich öfters unter dem Mikroskope beobachten. Durch die Wirkung der Darmsäfte wird der Deckel des Eies gelockert, so daß er sich sofort abhebt, wenn der Embryo dagegen stößt. Die dem Embryo häufig noch anhaftende Eihaut bleibt infolge der kriechenden Bewegung schließlich an der Unterlage haften. Eine Bewimperung der Körperhaut ist, wie schon Willemoes-Suhn konstatierte, nicht vorhanden. Von einer inneren Organisation hat der erwähnte Autor nichts gesehen. Es ist in der Tat auch recht schwer, am freien Embryo davon etwas zu beobachten, was, wie ich vermute, mit einer besonderen Hautbeschaffenheit zusammenhängt. Viel günstiger gestalten sich diese Verhältnisse unmittelbar vor dem Ausschlüpfen. Von der vorderen Körperspitze zieht sich ein feiner Kanal in einen relativ weiten Hohlraum. Es kann sich in diesem Gebilde nur um einen Darm handeln, der also beim Embryo unpaar ist (Taf. XII, Fig. 28 und Taf. XI, Fig. 5). Vom hinteren Pol führen zwei Linien in den Körper hinein, indem sie sich vorn mehr der Oberfläche nähern und auseinander treten, während sie hinten sich vereinigen. Ich kann noch nicht entscheiden, ob es sich um ein Excretionssystem handelt.

Wichtig ist es nun zu konstatieren, daß der Embryo schon im mütterlichen Organismus, d. h. im Uterussack, die Anlage zu den zwei Individuen, die jeweilen in einer Cyste vorkommen, trägt. Auf den Prozeß der Bildung der zwei Individuen kann ich vorläufig nicht näher eingehen. Nur so viel konnte ich feststellen, daß sich namentlich im hinteren Teil des Embryo mehrere größere Ballen befinden. Nach den bisher sicher festgestellten entsprechenden Verhältnissen bei *Distomum hepaticum* u. a. m. kann es sich nur um Keimballen handeln. Ihre Zahl reduziert sich im Laufe der Entwicklung auf zwei, die sich in kurzer Zeit stark vergrößern und schließlich den ganzen hinteren Körper des Embryo einnehmen (Taf. XI, Fig. 5). Insofern als der Embryo von *Collyriclum faba* schon die folgende Generation bis zu einer gewissen Stufe entwickelt in sich trägt, läßt er sich mit demjenigen

von *Monostomum mutabile* vergleichen. Ebenso scheint mir auch *Amphistomum subclavatum* ähnliche Verhältnisse aufzuweisen. In einiger Beziehung aber dürfte besonders das bekannte Verhalten von *Gyrodactylus* zum Vergleich herangezogen werden. Ich habe schon oben angedeutet, daß es mir heute noch nicht möglich ist, genaueren Aufschluß über die Vorgänge bei der Bildung der zwei Individuen im Embryo zu geben. Aus diesem Grunde kann ich auch die Frage, ob der Embryonalkörper auf dieser Stufe einer Sporocyste gleichzustellen ist, nicht entscheiden. Es scheint mir dies allerdings nach den entsprechenden Verhältnissen, wie sie Looss bei *Amphistomum subclavatum* und Leukart bei *Distomum hepaticum* dargelegt haben, nicht ausgeschlossen zu sein.

Die Frage nach den weiteren Schicksalen des Parasiten schien nach den bisherigen Resultaten einfach zu lösen. Man konnte in Anbetracht des Umstandes, daß die zwei Individuen einer Cyste schon im Embryo angelegt sind, annehmen, daß die Infektion in die Federfollikel sich auf diesem Stadium direkt vollziehe. Mit den Excrementen des Vogels verläßt der Embryo den Darm, indem im Kote der infizierten Kanarienvögel zuerst die leeren Eischalen, dann 2—3 Tage später die Embryonen konstatiert werden konnten. Nun aber stellte sich für die Beobachtung der weiteren Entwicklung eine erhebliche Schwierigkeit ein, indem die Embryonen im feucht gehaltenen Vogelkot nach einigen Tagen regelmäßig zugrunde gingen. Daraus mußte ich schließen, daß der Embryo entweder aus dem frischen Kot direkt übertragen wird oder ein weiteres Stadium vorhanden ist, das nicht auf feuchte Medien berechnet ist. Die erstere Möglichkeit schien mir größer zu sein und bestätigte sich durch einen weiteren Fund. Als ich den Anus und dessen Umgebung eines infizierten Sperlings genauer untersuchte, konnte ich feststellen, daß die Embryonen in großer Zahl sich dort befanden und lebten. Wenn nun solche Vögel brüten, so gelangen sie mit den von den Entwicklungsformen des Parasiten besetzten Körperteilen direkt in Berührung mit der jungen eben ausgeschlüpften Brut. Ein Überkriechen der Embryonen auf die letzteren ist also sehr gut möglich. Außerdem gelangt der Kot der alten Vögel öfters in das Nest oder doch in unmittelbare Nähe desselben, so daß die Jungen, die sich auf solchen Unterlagen herumbewegen, leicht infiziert werden. Bei Vögeln, die wie die Sperlinge in einem Jahre mehreremal brüten und deren erste Brut im gleichen Jahr zum Brüten kommt, ist eine Massenverbreitung des Parasiten möglich. Dieser Umstand bedingt es auch, daß der Parasit bei den Sperlingen weitaus am häufigsten vorkommt.

Daß eine Infektion im Nest oder wie oben erwähnt direkt durch den brütenden Vogel vor sich geht, wird auch bestätigt durch die Tatsache, daß nur junge Vögel mit Cysten behaftet sind. Es hat sich durch meine Untersuchungen erwiesen, daß die Infektion sofort nach dem Ausschlüpfen einsetzt. Wenn die Entwicklung des Parasiten so weit vorgeschritten ist, daß die Cysten schon äußerlich sichtbar sind, ist die junge Vogelbrut bald flügge geworden. Es ist außerordentlich schwer, die ersten Infektionsstadien festzustellen, da die Anlagen der Federfollikel zunächst noch mit einer zelligen Masse gefüllt sind. Der Embryo bohrt sich in diese hinein bis auf den Grund des Follikels und ist dann meistens unsichtbar.

Soweit wäre also der Infektionsweg für den Parasiten festgestellt. Es entsteht aber während des Winters eine längere Brutpause. Während dieser können die Embryonen unmöglich die ganze Zeit, sei es im Kot oder auf dem Vogel selbst überdauern. Um den Vorgängen dieser Zwischenzeit auf die Spur zu kommen, stellte ich mir die Aufgabe, zu untersuchen, was mit den Embryonen geschieht, wenn der Vogelkot, in dem sie enthalten sind, eintrocknet. Zu diesem Zwecke nahm ich die Excremente eines infizierten Kanarienvogels und ließ sie einige Tage an der freien Luft liegen. Als ich sie nun untersuchte, konnte ich keine Embryonen mehr konstatieren. Statt dieser aber fand ich kugelige Cysten mit mehr oder weniger stacheliger Oberfläche. Zuerst hielt ich diese Cysten entschieden für pflanzliche Produkte. Das gleiche Experiment wurde nun noch mehrmals ausgeführt und zugleich dafür gesorgt, daß der Kot die fraglichen Gebilde nicht etwa aus der Luft aufnehmen konnte. Es bestätigte sich jedesmal die Anwesenheit der Cysten, so daß es als sicher bezeichnet werden kann, daß sie mit der Entwicklung von *Collyriclum faba* im Zusammenhang stehen. Eine genauere Betrachtung der Cyste ergab dann auch in schwachen Umrissen die Anwesenheit des embryonalen Körpers im Innern. Die Cyste selbst ist auf ihrer Oberfläche aus polygonalen Teilen zusammengesetzt. Die Ecken, in denen die einzelnen Felder zusammenstoßen, sind in kleinere oder größere Spitzen verlängert, die über die Oberfläche emporragen und der Cyste ein stacheliges Aussehen verleihen. Der Durchmesser beträgt 0,02—0,03 mm (Taf. XII, Fig. 32).

Ich hatte die genau gleichen Gebilde schon mehrmals bei der Untersuchung des Nestinhaltes gesehen. Später, als ich die Haut von noch nicht flüggen Sperlingen untersuchte, fand ich die Cysten wieder und zwar an der Haut und in deren Rissen haftend. Ich versuchte sie durch Feuchthalten zur Entwicklung zu bringen, was mir

leider nicht gelang. Dagegen konnte ich auf ganz jungen Sperlingen Cysten sehen, die der Länge nach geöffnet waren, und aus denen der embryonale Körper herauskroch. Ebenso gelang es mir, in noch nicht zu stark eingetrocknetem Kot infizierter Vögel die Bildung der Cyste zu beobachten. Dabei tritt letztere zuerst am Hinterkörper auf, so daß der vordere schlankere Teil des Embryo noch frei aus der hinten gebildeten Hülle herausragt. Indem sich dieser noch freie Teil zurückzieht, kann die Hülle dann vollständig geschlossen werden. Inwieweit bei diesem Vorgang im Innern des embryonalen Körpers eine Veränderung vor sich geht, muß ich noch dahingestellt sein lassen.

Für die Verbreitung des Parasiten spielt das Dauerstadium in Form einer Cyste sicher eine wichtige Rolle. Es ist ja von vornherein klar, daß ein großer Teil der mit den Excrementen nach außen abgegebenen Embryonen eine Infektionsgelegenheit nicht sofort findet, indem der Kot im Nest eintrocknet. Dasselbe geschieht, wenn die Excremente auf die Erde abgegeben werden. Es ist daher wohl möglich, daß im Staub, der durch den Wind aufgewirbelt wird, die Cysten verbreitet werden und öfters auch die Infektion von andern Vögeln herbeiführen können. Eine solche zufällige Infektion von Singvögeln erklärt auch das sporadische Auftreten an allen Wirten mit Ausnahme vom Sperling.

Die Einwanderung des Parasiten vollzieht sich wie schon angedeutet durch aktives Einbohren oder, sofern der Follikel schon eine Höhlung besitzt, durch Kriechbewegungen. Ganz auf dem Grunde des Follikels gelangt der embryonale Organismus zur Entwicklung. Es ist mir bis anhin noch nicht gelungen, den genaueren Vorgang festzustellen, wie die beiden Individuen frei werden. Hingegen deutet alles darauf hin, daß es durch Sprengung des mütterlichen Organismus geschieht, indem die beiden eingeschlossenen Individuen sich stark vergrößern. Ihre Form bleibt noch längere Zeit eine längliche, wie es in der Zeichnung der Jugendform zum Ausdruck kommt.

In bezug auf die Herausbildung der einzelnen Organe der zwei in der Cyste eingeschlossenen Würmer konnte an Quetschpräparaten folgendes festgestellt werden: Die Haut erscheint doppelt konturiert und läßt die Anlagen der späteren Stachelgruppen deutlich erkennen. Das Innere des Körpers besteht noch aus einer zelligen Grundmasse, in welcher sich an verschiedenen Stellen die Umrisse von feinen Kanälen herausbilden. Das ist namentlich in der Mitte des Körpers der Fall. Es handelt sich in diesen Anlagen um den Uterus. Ich kann also feststellen, daß die Entwicklung der inneren Uterusteile derjenigen der

mehr caudalwärts gelegenen vorausgeht. Die beiden Darmschenkel werden in Form von zwei schwachen Linien, die sich parallel den Seitenrändern nach rückwärts ziehen, sichtbar. Vom terminalen Hinterende führen die beiden Excretionsgefäße nach vorn auseinander tretend in den Körper hinein. Während die meisten Organe des Parasiten auf dieser Stufe nur in der ersten Anlage erscheinen, ist der Mundsaugnapf vollständig entwickelt.

Zusammenfassend ergibt sich:

Die Eier von *Collyriclum faba* werden durch den Wirt mit dem Parasiten aufgepickt und gelangen in den Vogeldarm, wo die Embryonen ausschlüpfen. Mit den Excrementen werden letztere ins Freie befördert, wo sie, sofern die Möglichkeit zur Infektion vorhanden ist, direkt in die Federfollikel der jungen Vögel einwandern. Im andern Fall bilden sich Dauercysten, die nach längerer Entwicklungsruhe sich auflösen und den eingeschlossenen Organismus frei lassen, so daß er ebenfalls in die Federfollikel einwandern kann.

VI. Biologie.

A. Biologisches über Collyriclum faba.

Über das Leben von *Collyriclum faba* finden sich in der Literatur wenige Angaben. Das mag hauptsächlich darin begründet sein, weil die meisten Autoren, die sich mit dem Parasiten beschäftigten, ausschließlich konserviertes Material zur Verfügung hatten. Die wenigen Beobachtungen an lebenden Tieren sind von Miescher gemacht worden, wurden aber öfters irrtümlich gedeutet.

Die Cysten befinden sich größtenteils rings um den After des Wirtes, sowie zu beiden Seiten der Bürzeldrüse. Dabei kommt es vor, daß sie gruppenweise vereinigt sind. Öfters treten einzelne Cysten auch an den Oberschenkeln auf, und in seltenen Fällen konnte ich solche sogar auf dem Brustbein finden. Diese allgemeine Lage der Cysten ist leicht zu erklären, sobald man die Entwicklung des Parasiten kennt. Die Zahl der an einem Individuum vorhandenen Cysten ist nicht konstant. Ich habe Vögel gefunden, die mit einer einzigen behaftet waren; dann aber auch solche, die 12—16 Stück trugen. Miescher gibt S. 6 an, daß ein Zeisig sogar 21 Cysten besaß. Auch die von L. J. Cole abgebildeten Sperlinge tragen eine große Zahl von Cysten, die in Gruppen zusammenstehen. Im Zusammenhang mit der

Anzahl der auf dem Individuum vorhandenen Cysten steht offenbar die Wirkung, die der Parasit imstande ist auf das Flugvermögen der Träger auszuüben. Sperlinge, die viele Cysten tragen, sind im Fliegen ganz bedeutend behindert. Man trifft daher oft infizierte Tiere in Gebüschen in unittelbarer Nähe der Nester.

Die Öffnung befindet sich auf der höchsten Erhebung der Cyste und ist schon mit unbewaffnetem Auge zu erkennen. Da es sicher ist, daß sie nicht etwa durch den Parasiten selbst verursacht wurde, sondern einfach den Eingang des früheren Federfollikels darstellt, darf immerhin angenommen werden, daß sie für den Parasiten doch irgend eine biologische Bedeutung besitzt. Schon MIESCHER machte die Beobachtung, daß der Porus öfters verschlossen ist. Der Autor erkennt in diesem Verschluß die vertrocknete Flüssigkeit der Cystenhöhle. Er versuchte solche Cysten in lauwarmes Wasser zu legen, um festzustellen, welcher Natur das Verschlußmaterial sei. Nach einiger Zeit beobachtete er, daß die Öffnung frei wurde, und durch den engen Kanal drängte sich das zugespitzte Hinterende des einen Parasiten hervor. Ferner konstatierte er am frischen Material häufig die Anwesenheit dieses Parasitenteiles in der Öffnung. Daraus schließt er, daß die Cystenöffnung dazu diene, die im Parasitenkörper entstandenen Excretionsprodukte nach außen abzugeben. MIESCHERS Beobachtungen kann ich bestätigen, nur muß ich beifügen, daß dieses Verhalten im allgemeinen sich auf dem Verbreitungsstadium zeigt. Der Erklärung MIESCHERS aber kann ich, nachdem mir auch das Verhalten auf den übrigen Entwicklungsstufen bekannt wurde, nicht ganz zustimmen. Auf dem Geschlechtsstadium konnte ich ein Hervorstrecken des Hinterendes des Parasiten durch die Cystenöffnung nicht beobachten. Der Verschluß wird erst gelöst, wenn die Bewohner der Cyste die Geschlechtstätigkeit beendet haben. Mit diesem Moment beginnt die Cyste eine ganz andre äußere Beschaffenheit anzunehmen. Die Flüssigkeit fließt größtenteils ab, und die Oberfläche wird runzelig. Wenn man weiter in Betracht zieht, daß in diesem Zeitpunkt die Cyste durch den Schnabel des Wirtes aufgerissen wird, und die Parasiten samt den Eiern in seinen Darm befördert werden, so ist nicht mehr daran zu zweifeln, daß die ganze Verschlußeinrichtung einzig der Verbreitung der Art dient. Der Umstand, daß im normalen Zustand die Cystenflüssigkeit absolut keine Eier enthält, spricht entschieden für diese Auffassung.

Sämtliche Autoren melden übereinstimmend, daß im allgemeinen in jeder Cyste zwei Parasiten vorkommen. WILLEMOES-SUHN und KOSSACK fanden in Ausnahmefällen auch nur ein Individuum. RAILLET

konstatiert einmal die Anwesenheit von drei Würmern. Ich habe, wie schon erwähnt, eine größere Zahl von Cysten untersucht und konnte konstatieren, daß jede ursprünglich zwei Parasiten enthielt. Die wenigen Fälle, in denen nur ein Individuum vorhanden war, finden ihre Erklärung in der besonderen Art der Übertragung der Eier (siehe S. 520 u. 521). Wie es sich aber mit dem von Raillet gemeldeten Fall verhält, läßt sich nicht entscheiden. Vielleicht dürfte es sich um eine Abnormität handeln, insofern statt der gewöhnlich in der Zweizahl im Embryo gebildeten Individuen deren drei angelegt wurden.

Hinsichtlich der gegenseitigen Lage von zwei Partnern wurde an andrer Stelle das Hauptsächlichste mitgeteilt. Alle früheren Autoren finden eine einzige bestimmte Lage. Daraus geht unzweideutig hervor, daß sie nur das Verbreitungsstadium vor sich hatten, indem im früheren Alter der Parasit eine beliebige Lage einnehmen kann. Damit im Zusammenhang steht die Frage nach der Bewegungsfähigkeit der Cystenbewohner.

Wir haben in bezug auf diesen letzten Punkt die Altersstadien auseinander zu halten. Das Jugend- sowie das Geschlechtsstadium zeichnet sich durch eine relativ große Beweglichkeit aus. Ich habe solche Individuen in einer Glasschale in lauwarmem Wasser beobachtet. Es zeigte sich, daß sie eine Strecke von 5—8 cm in wenigen Minuten zurückzulegen vermochten. Die Art der Bewegung ist eine äußerst interessante. Sie äußert sich einerseits amöbenhaft. Der Körper fließt beinahe, indem er sich abwechslungsweise in die Breite und Länge ausdehnt und zusammenzieht. Es liegt auf der Hand, daß dabei die Muskeln tätig sind und zwar dürften die Hautmuskeln weniger als die Parenchymmuskeln mitwirken. Anderseits aber beteiligt sich namentlich das verjüngte Hinterende an der Bewegung. Es wird dabei aus dem vorgestülpten Zustand zurückgezogen. Gleichzeitig verbreitet es sich an der terminalen Spitze und preßt sich gegen die Unterlage. Der mittlere Teil, der auf diese Weise festgelegten Fläche, zieht sich zurück, so daß ein Hohlraum entsteht, der, weil als luftverdünnter Raum funktionierend, die Ränder an der Unterlage kleben macht. Wie man sieht, wirkt dieser Teil des Parasitenkörpers vollständig wie ein Saugorgan. In diesem eingestülpten Zustand beginnt sich das Hinterende zu verlängern, wodurch der Körper des Parasiten vorwärts geschoben wird.

Wenn die Geschlechtstätigkeit beendet ist, stellen die zwei Individuen ihre Bewegungen ein. Sie legen sich mit ihren Bauchseiten aneinander. Zugleich beginnt der Rand, der durch den Zusammentritt

von Rücken- und Bauchfläche gebildet wird, sich nach einwärts zu krümmen. Die Saugnäpfe gelangen auf diese Weise auf die Ventralseiten und legen sich eng an die Randflächen des Partners. Sie dienen in dieser Lage als Befestigungsorgan. Eine Nahrungsaufnahme ist dabei ausgeschlossen. Die ventrale Seite der beiden Individuen wird erst jetzt ausgehöhlt, so daß zwischen den beiden Individuen ein kleiner Hohlraum entsteht. Es kann in seltenen Fällen vorkommen, daß der kolbenförmige Cirrus des einen Individuums an die weibliche Geschlechtsöffnung des andern stößt. Im allgemeinen aber findet man keine solchen Beziehungen zwischen den männlichen und weiblichen Genitalien. MIESCHER beschreibt S. 15 und 16 den bewegungslosen Zustand der Parasiten. Er hat die allmähliche Aushöhlung der ventralen Seite, sowie die Einkrümmung des Randes beobachtet. Die Erscheinung führt er zurück auf den Aufenthalt im eng begrenzten Raum, in dem es den Parasiten unmöglich gemacht wird, Bewegungen auszuführen. Jede Bewegung ist aber auf dieser Entwicklungsstufe nicht verschwunden, was schon dem erwähnten Autor auffiel. Äußerlich vollständig regungslos, bietet der Parasit in seinem Innern noch ein Bild sehr intensiver Bewegung. Hauptsächlich ist es der Uterus, der in allen seinen Windungen Leben zeigt. Er wird hin und her geschoben. Dann verengt und verbreitert er sich wieder an bestimmten Stellen zu förmlichen Wülsten. Die im Uterus enthaltenen Eier werden durch die Bewegungen dem Endsack zugeschoben. Die dem Schalendrüsenkomplex nächstliegenden Uterusteile sind am frühesten leer, und der Eireichtum des Uterus nimmt sukzessive nach außen zu ab. Allmählich aber, nachdem die Eier größtenteils sich im Uterussack befinden, beginnen auch die Bewegungen im Innern abzunehmen, und der Parasit ist bereit, zum Zwecke der Verbreitung der Art, sein Leben aufzugeben. In diesem Zeitpunkt beginnt er, wie MIESCHER schon feststellt, sein Hinterende in die Cystenöffnung vorzustrecken, was ein Zerreißen des Verschlusses bewirkt, wodurch die Flüssigkeit frei wird und die Cyste sich derart verändert, daß der Vogelschnabel imstande ist, sie zu zerreißen.

Die Nahrungsaufnahme des Parasiten vollzieht sich, wie weiter oben bemerkt, nicht auf jeder Altersstufe. Sobald die beiden Individuen ihre gegenseitige konstante Lage eingenommen haben, wird der Saugnapf zum Festhalten verwendet, und es erscheint ausgeschlossen, daß in dieser Stellung eine Nahrungszufuhr durch denselben vor sich gehen kann. Zudem läßt sich deutlich verfolgen, wie der Darminhalt mit zunehmendem Alter immer spärlicher wird. Zur Zeit der freien Beweg-

lichkeit sind die beiden Schenkel noch prall mit einer hellgelben Masse gefüllt. Eine Untersuchung dieses Inhaltes hat ergeben, daß es sich wahrscheinlich um die Bestandteile der ursprünglich im Federfollikel vorhandenen Federseele handelt. Demnach würde also der Parasit nur in frühen Stadien Nahrung zu sich nehmen, um dann später von den im Darm angehäuften Stoffen zu zehren. Eine solche Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß der Parasit selbst von jeder Nahrungszufuhr durch die Cyste vollkommen abgeschnitten ist.

Interessant ist die Beobachtung, daß intensives Licht auf den Körper von *Collyriclum faba* einen Reiz ausübt, der sich in ruckweisen Bewegungen kundgibt. Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, auf welche Weise solche Reize übermittelt werden. Auch für Temperaturunterschiede sind die Parasiten sehr empfindlich. Bei weniger als 20° C. Wassertemperatur beginnen die Bewegungen zu erlahmen, und es genügen von da an geringe Abkühlungen, um die Würmer zu töten. Am lebhaftesten bewegen sie sich bei 30—38° C. Bei weiterer Temperatursteigerung über 40° wird der Parasit ebenfalls getötet.

B. Über die Verbreitung des Parasiten unter den Vögeln.

Miescher, der im ganzen bis dahin das zahlreichste Material fand, beschränkte sich, wie aus seiner Arbeit hervorgeht, bei seinen Untersuchungen auf die Sperlinge, und es ist anzunehmen, daß er andern Singvögeln diesbezüglich weniger Aufmerksamkeit schenkte. Das Bekanntwerden aller andern Wirte muß ohne Zweifel, wie aus verschiedenen Angaben der betreffenden Autoren hervorgeht, dem Zufall zugeschrieben werden. Da aber die Zahl der Wirte für den Parasiten eine erhebliche ist, so darf von vornherein auf seine weite Verbreitung geschlossen werden.

Das Material für meine Arbeit glaubte ich anfänglich ausschließlich von Sperlingen gewinnen zu können, trotzdem ich mir nicht verhehlte, daß es sich lohnen würde, auch bei andern Singvögeln zu suchen. Im Laufe der Zeit der Materialbeschaffung erhielt ich nun auch solche Vögel zur Untersuchung. Wenn dieses mehr zufällig erhaltene Material nicht sehr umfangreich war, so rechtfertigte sich die Mühe der Untersuchungen trotzdem; denn ich konnte auf diese Weise nicht weniger als drei neue Wirte feststellen. Das sind:

1. *Fringilla coelebs.*
2. *Ruticilla phoenicura.*
3. *Muscicapa grisola.*

Zum Zwecke nachfolgender Erwägungen halte ich es für angebracht, die Wirte in systematischer Reihenfolge zusammenzustellen. Ich benutzte dabei das Werk von NAUMANN (Naturgeschichte der Vögel).

Familie	Gattung und Spezies
Turdidae	*Ruticilla phoenicura*
	Saxicola oenanthe
Sylviinae	*Phylloscopus trochilus*
	Phylloscopus sibilator
	Silvia simplex
Paridae	*Parus major*
Sturmidae	*Sturmus vulgaris*
Corvidae	*Garrulus glandarius*
	Cyanocetha cristata
Muscicapidae	*Muscicapa grisola*
Motacillidae	*Motacilla boarula*
Fringillidae	*Emberiza cirlus*
	Fringilla coelebs
	Fringilla spinus
	Passer domesticus
	Serinus canarius.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, finden sich die Wirte ausschließlich bei den Singvögeln, *Passeres.* Da erfahrungsgemäß die Entwicklung eines Parasiten immer irgendwie mit den Lebensgewohnheiten der Wirte zusammenhängt, so ist es nicht ohne Wert, die hier angeführten Vögel auf ihre Biologie hin genauer zu betrachten. Vor allem sind die Nahrung und die Nestgewohnheiten der Parasitenträger wichtig. Ich folge bei dieser Vergleichung den biologischen Angaben von NAUMANN. Auf die ausführliche Darstellung der Biologie der einzelnen Wirte kann an dieser Stelle verzichtet werden. Es genügt in den folgenden Zeilen die allgemeinen Resultate zusammenzufassen.

1. Nahrung: Die Wirte des Parasiten lassen sich in bezug auf die Nahrung in zwei Gruppen trennen.

a) Solche mit fast oder ganz ausschließlicher Insektennahrung.

b) Solche mit fast oder ganz ausschließlicher Körnernahrung.

Zur Gruppe a gehören: *Ruticilla phoenicura* und *Saxicola oenanthe.* Diese beiden Vertreter ernähren sich ausschließlich von Insekten. Fast ausschließliche Insektennahrung haben: *Phylloscopus trochilus, Phylloscopus sibilator, Silvia simplex, Sturmus vulg., Muscicapa grisola, Motacilla boarula.*

Zur Gruppe b gehören: *Parus major*, *Garrulus gland.*, *Cyanocetha cristata*, *Emberiza cirlus*, *Fringilla coelebs*, *Fringilla spinus*, *Serinus canarius* und *Passer domesticus*.

Es ist klar, daß sich keine vollständig getrennten Gruppen aufstellen lassen; denn die Nahrung der einzelnen Vögel wechselt etwas mit der Jahreszeit. Hingegen ist meiner Ansicht nach eine Gruppierung nach der Hauptnahrung möglich, und auf diese wird es in erster Linie ankommen, wenn irgendwelche Schlüsse auf die Übertragungsweise eines Parasiten gezogen werden sollen. Die Körnernahrung kommt als Übertragungsmittel eines Parasiten nicht in Betracht, oder doch nur in untergeordnetem Maße. Demnach müßte sich die Tatsache herausstellen, daß die Infektionsmöglichkeit bei den insektenfressenden Wirten die größere wäre. Dem aber stellt nun die Erfahrung Ergebnisse gegenüber, die gerade das Gegenteil beweisen. Der Parasit ist nach meiner Erfahrung, und soweit die Literatur darüber Aufschluß gibt, am verbreitetsten bei *Passer domesticus*, also bei einem Vogel, der sich größtenteils von Körnern ernährt.

2. Nestgewohnheiten. In bezug auf die Übertragung des Parasiten glaubte man bis jetzt in den Nestinsekten Zwischenwirte suchen zu müssen. So sind es nach Willemoes-Suhn namentlich die Mallophagen, die besonders in Betracht fielen. Diese Vermutung aber ließ sich in keiner Weise bestätigen. Doch sind die Nestgewohnheiten der Wirte von *Collyriclum faba* in andrer Richtung mit der Infektionsgeschichte in Beziehung zu bringen.

Zunächst läßt sich der ganzen Zusammenstellung entnehmen, daß wir es mit Vögeln zu tun haben, deren Brut relativ lange im Nest verweilt und gefüttert wird. Das ist wichtig, weil dadurch eine Infektion aus dem Neste oder direkt von den Eltern leichter möglich ist.

Ferner sind alle Wirte von *Collyriclum faba* sehr eifrige Brüter. Größtenteils besorgt das Weibchen das Brüten allein, währenddessen das Männchen die Nahrung besorgt. Dadurch, daß der Vogel das Nest nie oder nur selten verläßt, gelangt der Kot in oder in allernächste Nähe des Nestes, was für eine Infektion ebenfalls von Belang sein kann.

Schließlich ist es sehr wesentlich, daß alle Wirte mit Vorliebe die alten Nester immer wieder benutzen, was namentlich für die Sperlinge zutrifft.

Zusammenfassend ergibt sich aus den obigen Erörterungen, daß die Infektion eher im Neste vor sich geht, als durch die Nahrung.

C. Lokale Verbreitung und Beeinflussung durch die Witterung.

Das Verbreitungsgebiet von *Collyriclum faba* ist ein recht großes. In Europa wurde der Parasit in Österreich, Deutschland, Frankreich, Italien und der Schweiz gefunden. Aus Amerika wird er aus dem Staate Wisconsin gemeldet. Ebenso soll er längs der atlantischen Küste gefunden worden sein. Es ist wohl anzunehmen, daß *Collyriclum faba* auch in andern Ländern auf gewissen Singvögeln vorkommt. Während der Parasit also einerseits weit verbreitet ist, so scheinen in der Häufigkeit des Auftretens ganz besondere Verhältnisse vorzuliegen. In Europa wurde er bis jetzt nur von Miescher in Basel in größerer Anzahl angetroffen. L. J. Cole berichtet von einem massenhaften Auftreten des Parasiten im Staate Wisconsin. Diese Epidemie an jungen Sperlingen wurde im Frühjahr 1910 in der Umgebung eines Geflügelhofes beobachtet. Der Autor hebt als auffällig hervor, daß der Parasit erst lange Zeit nach den ersten europäischen Funden in Amerika konstatiert wurde. Außer den obengenannten zwei Verbreitungszentren wurde der Parasit nur vereinzelt gefunden. Man könnte sich diese Tatsache vielleicht erklären durch die Schwierigkeiten bei der Materialbeschaffung. Wenn man aber aus der Arbeit von Willemoes-Suhn erfährt, daß er in München während 3 Jahren sich ohne Erfolg bemühte, infizierte Vögel zu erhalten, so könnte man geneigt sein, anzunehmen, daß *Collyriclum faba* in seinem Vorkommen an gewisse Orte gebunden ist. Interessant dürfte also die Frage nach den Gründen des so differenten Auftretens des Parasiten in bezug auf die Individuenzahl sein.

Nebst der von L. J. Cole gemeldeten, durch den Parasiten verursachten Sperlingsepidemie erwähnt derselbe Autor in seiner Arbeit einen zweiten ähnlichen Fall. Danach berichtet Prof. Ward in einer Zeitungsnotiz aus dem Osten (gemeint sind jedenfalls die östlichen Staaten Amerikas) von einer Epidemie unter den Sperlingen. Über die Einzelheiten der Krankheit wurden von Prof. J. G. Halpin of the Poultry Departement Aufzeichnungen gemacht. Vom 15. Juni bis 24. Juli wurden 64 Sperlinge untersucht. Von diesen waren 20 Stück oder mehr als 31% mit dem Parasiten behaftet. Dabei waren bis auf 11 Stück alle so alt, daß sie fliegen konnten. Von den elf noch nicht flüggen Sperlingen waren vier infiziert, also mehr als 36%. Es wird ausdrücklich hervorgehoben, daß alle untersuchten Tiere der diesjährigen Brut entstammten und ebenso, daß in keinem einzigen Fall der Parasit auf älteren Vögeln konstatiert werden konnte. Die der Arbeit beigefügte

Tabelle zeigt weiter, daß alle nach dem 14. Juli untersuchten Vögel von einer Infektion frei waren, obgleich junge Sperlinge noch im August auf dem Geflügelhof anwesend waren. Die sonderbare Erscheinung wird in Zusammenhang gebracht mit den zu jener Zeit eingetretenen Witterungsverhältnissen. Im allgemeinen herrschte von der zweiten Juniwoche bis in die Mitte August trockenes Wetter. Regen trat ein vom 15. Mai bis 23. Mai, ebenso vom 2.—6. Juni und am 18., 26. und 27. Juni. Im Juli wurden Regenfälle gemeldet am 11., 12., 14., 17. und 24. Der Verfasser konstatiert, daß mit dem Aufhören der Funde eine allgemeine Trockenperiode eintrat. Daraus folgert er, daß der Übertritt des Parasiten auf seinen Endwirt in gewisser Hinsicht abhängig ist von Feuchtigkeit, und daß Trockenheit eine Lücke im Lebenszyklus des Parasiten eintreten läßt. Die Zusammenfassung aller der hier gemachten Beobachtungen lautet:

1. Nur junge Sperlinge werden vom Parasiten befallen.
2. Noch nicht flügge gewordene Vögel werden ebenfalls infiziert.
3. Infizierte Sperlinge wurden nur während und nach feuchtem Wetter gefunden.
4. Durch den Parasiten wird der Wirt im Fliegen gehindert, im allgemeinen aber nicht am Leben gefährdet.

Diese hier rekapitulierten zusammenfassenden Sätze aus der betreffenden Arbeit sind von besonderem Interesse, weil sie zum erstenmal ausgesprochen werden und für einen Vergleich mit meinen Befunden sehr wertvoll sind. Da ich von vornherein an die Möglichkeit eines Zusammenhanges der Infektion mit der Witterung dachte, so war es mir daran gelegen, in dieser Beziehung genauere Daten und Beobachtungen zu sammeln.

Zunächst muß festgestellt werden, daß in meinem Untersuchungsmaterial nach dem Vorkommen zwei Gruppen vertreten sind:

1. Tiere aus der Stadt.
2. Tiere vom freien Lande.

In bezug auf das Alter der Vögel sind ebenso zwei Hauptgruppen zu bilden:

1. Alte Vögel d. h. solche, die der letztjährigen oder einer früheren Brut entstammen.
2. Junge Vögel d. h. solche, die sich aus den diesjährigen Bruten rekrutieren.

Die letzte Gruppe muß wieder in zwei Abteilungen getrennt werden:

a) Junge, die ausgeflogen sind.
b) Junge, die noch nicht flügge sind.

Die letztere Einteilung bezieht sich nur auf das Material aus der Stadt.

Vorkommen	Anzahl	Anzahl der Infizierten	Anzahl der Nicht-Infizierten
Vom Lande	480	0	480
Aus der Stadt	240	83	157

Wie aus der Tabelle hervorgeht, wurde der Parasit außerhalb der Stadt in keinem Fall beobachtet. Auf dem Lande wurden die Sperlinge vielfach auf Getreidefeldern geschossen; ebenso erhielt ich Material aus der Umgebung von Gehöften. Von den in der Stadt erbeuteten Sperlingen waren von rund 240 Stück 83 infiziert, also fast 35%.

Alter	Anzahl	Anzahl der Infizierten	Anzahl der Nicht-Infizierten
Ein- bis mehrjährig	560	0	560
Weniger als einjährig	160	83	77

Von den mehrjährigen Vögeln war also kein einziger infiziert, wiewohl ununterbrochen im ganzen Sommer solche untersucht wurden. Dagegen zeigt die Tabelle, daß unter den den diesjährigen Bruten entstammenden Vögeln rund 52% mit dem Parasiten behaftet waren. Es muß noch bemerkt werden, daß zwischen den einzelnen Stadtquartieren ein großer Unterschied in der Häufigkeit der Infektion besteht; indem einzelne Örtlichkeiten fast vollkommen frei sind, während andre wieder einen hohen Prozentsatz infizierter Tiere lieferten. Im allgemeinen konnte ich feststellen, daß in den neueren Stadtteilen, wo sich weniger Nestgelegenheiten bieten, der Parasit weniger vorkommt. Am häufigsten fand ich ihn in Höfen, deren Wände mit Efeu überwachsen waren. Hier besaßen die Sperlinge zahllose Nester und zwar hauptsächlich solche, deren Aussehen darauf schließen ließ, daß sie schon jahrelang benutzt wurden. So konnte ich einen derart beschaffenen Ort ausfindig machen, wo 75—80% der jungen Sperlinge mit dem Parasiten behaftet waren.

Alter	Anzahl	Anzahl der Infektionen	Anzahl der Nicht-Infizierten	Infektion in %
Flügge	etwa 100	57	43	57
Nicht flügge	etwa 60	26	34	43

Was nun das Verhältnis der Anzahl der Infektionsfälle bei flüggen und noch nicht flüggen Sperlingen betrifft, so geht aus der Zusammen-

stellung hervor, daß sie bei der ersten Gruppe zahlreicher ist. Man kann sich hier wirklich fragen, worin ein solcher Unterschied begründet ist. Wenn man bedenkt, daß die Infektion durch Vermittlung des Nestkotes entsteht, so ist eine derartige Differenz nicht wahrscheinlich. Der Fehler, der in dieser Zusammenstellung liegt, ist in der Schwierigkeit der Untersuchungen der noch nicht flüggen Vögel zu suchen. Die Infektionsstadien sind erstens klein und zweitens von der gleichen Färbung wie die Haut des Wirtes, so daß es oft recht mühsam ist, eine Infektion konstatieren zu können. Daher mag wohl das kleine Minus an Infektionsfällen bei der zweiten Gruppe rühren.

Obige Zusammenstellungen zeigen also mit aller Deutlichkeit, daß eine Infektion ausschließlich bei jungen d. h. solchen Individuen auftritt, die einer diesjährigen Sperlingsbrut entstammen. Das ist ein Resultat, welches mit demjenigen von L. J. Cole aus Wisconsin vollständig übereinstimmt.

Es bleibt mir noch übrig, die Einwirkung des Wetters auf die Infektionshäufigkeit zu besprechen. Die zur Verwendung gelangenden meteorologischen Daten entstammen der meteorologischen Station in Basel. Die Zusammenstellung beginnt erst mit dem Moment, wo die erste Sperlingsbrut erscheint. Die Zeit vom 8.—15. Juni ist eine Niederschlagsperiode und zeichnet sich zudem noch aus durch einen hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Vom 12.—18. dieses Monats erhielt ich vier Stück infizierter Sperlinge. Vom 20. Juni bis Ende des Monats fielen die Niederschläge häufig, und auch die relative Luftfeuchtigkeit ist im Mittel eine erhebliche. Wir haben es also mit einer längeren Niederschlagszeit zu tun. Anfangs Juli konnte ich die Infektion nun am häufigsten konstatieren. Ich untersuchte im Museumshof Sperlingsnester mit noch nicht flügger Brut und ebenfalls schon flügge Individuen. Dabei stellte ich am 3. und 4. Juli eine Infektionshäufigkeit von 70 und mehr Prozent bei jungen Sperlingen fest. Vom 2.—12. Juli sind die Niederschläge gering. Die Häufigkeit der Infektionsfunde nimmt vom 6.—16. Juli bedeutend ab. Erst am 20. bis 25. Juli konnte ich wieder zahlreiche Sperlinge, die mit Parasiten behaftet waren, bekommen, nachdem vom 15.—18. Juli eine kleinere Niederschlagsperiode eingetreten war. Ebenso ging den Funden von Ende Juli eine Niederschlagszeit voraus. Im August fand ich den Parasiten noch hauptsächlich am 7., 8. und 9. des Monats. Voraus ging diesen Tagen vom 1.—6. eine Zeit, in der alle Tage eine gewisse Regenmenge fiel. Von da ab werden die Funde infizierter Sperlinge seltener und hören anfangs September vollständig auf. Der Zeitpunkt

fällt zusammen mit der Zeit, wo die letzte Sperlingsbrut so weit herangewachsen ist, daß sie die nähere Umgebung des Nestes verläßt. Junge Infektionsstadien waren keine mehr zu finden. In wenigen Fällen erhielt ich noch Sperlinge mit reifen Cysten; dann auch solche, bei denen nur mehr die Spuren der weggepickten Cysten vorhanden waren. Im letzteren Fall ließen sich im Darm des Trägers meistens Eier und Embryonen feststellen.

Ich kann die obigen Ausführungen in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Anzahl der Infektionsfälle ist nach einer ausgiebigen Regenzeit die größte.

2. Eine längere Trockenperiode bedingt eine Abnahme der Infektionshäufigkeit.

3. Die Infektionsmöglichkeit hört auf, sobald keine weitere Sperlingsbrut mehr folgt.

Meine Untersuchungen in bezug auf den Einfluß der Witterung bilden in ihren Resultaten eine vollständige Übereinstimmung zu den von L. J. Cole gemachten Mitteilungen. Die Ergebnisse sind interessant, wenn man die Entwicklungsgeschichte des Parasiten damit in Zusammenhang zu bringen sucht. Der embryonenhaltige Kot wird bei trockener Witterung sicher sehr schnell jede Feuchtigkeit verlieren, so daß die Embryonen gezwungen sind, sich zu encystieren. Das gilt ganz besonders für diejenigen, die in das Nest selbst oder dessen Umgebung abgesetzt werden; denn das sind immer Örtlichkeiten, die einigermaßen vor dem Regen geschützt sind. Längere und intensivere Niederschläge aber vermögen auch das Nest und dessen Umgebung zu befeuchten, und zudem tragen die brütenden Vögel mit deren Gefieder bei nassem Wetter sicher nicht wenig Feuchtigkeit ins Nest, so daß eine Weiterentwicklung der Dauerstadien ermöglicht wird.

VII. Zur systematischen Stellung von Collyriclum faba.

Den verwandtschaftlichen Beziehungen von *Collyriclum faba* wurde bis in die neueste Zeit verhältnismäßig wenig Aufmerksamkeit zugewendet. Bis zum Jahre 1910 wird der Parasit immer als *Monostomum* beschrieben. Diese Auffassung war insoweit vollkommen berechtigt, als das Fehlen eines zweiten Saugnapfes das Hauptmerkmal der Monostomiden bildete. Seitdem man aber den Schwerpunkt in der systematischen Forschung auf das Auffinden der natürlichen Ver-

wandtschaft verlegt, hat sich die Überzeugung gebildet, daß *Collyriclum faba* ein Distomide mit gänzlich rückgebildetem Bauchsaugnapf ist. Zuerst hat Braun diese Auffassung ausgesprochen. Weniger bestimmt äußert sich Kossack darüber, wenn er auch die Möglichkeit der Distomidennatur anerkennt. In neuester Zeit hat nun Odhner den Parasiten mit andern Trematoden zu einer Familie vereinigt, und zwar mit solchen, die wohlausgebildete Bauchsaugnäpfe tragen.

Bevor ich zur eigentlichen Behandlung der Frage übergehe, muß ich noch einige Punkte allgemeiner Natur erörtern. Durch die neueren systematischen Bestrebungen ist die Gattung *Monostomum* teilweise zerrissen worden. Man ist fast allgemein zur Ansicht gelangt, daß ein Auflösen dieser Gattung nach und nach zur Notwendigkeit werde. Es unterliegt keinem Zweifel, daß, nachdem man Formen mit ganz rudimentärem Bauchsaugnapf aufgefunden hat, die Hauptstütze der früheren Einteilung wegfällt. So schreibt Cohn 1904 S. 229 bei *Typhlocoelum flavum* (Mehlis) über einen rudimentären Bauchsaugnapf, der nur mehr auf Schnitten festgestellt werden konnte. Looss findet dieselbe Erscheinung bei *Heterophyes*-Arten. Er schreibt über seine Untersuchungen: Der Bauchsaugnapf kann bei diesen Formen relativ gut entwickelt sein. Dann aber wird er schwächer und schwächer, um nicht mehr fibrillär differenziert zu sein, und schließlich gelangt er gar nicht mehr zur Ausbildung. Ebenso macht Jägerskiöld bei *Scaphenocephalus* ähnliche Beobachtungen. *Renicola pinguis*, das paarweise vorkommt, besitzt einen Bauchsaugnapf von 0,073 mm Durchmesser. Auch der von Rudolfi beschriebene Parasit *Fasciola nana* weist einen rudimentären Bauchsaugnapf von 0,069 mm auf.

Durch derartige Funde wird die Vermutung von einer Reduktion des Bauchsaugnapfes zur Gewißheit, und man wird in Zukunft einen Parasiten mit nur einem Mundsaugnapf nicht einfach unter die Monostomiden einreihen können. Odhner gelangt durch solche Erwägungen geleitet in seiner Arbeit »Zum natürlichen System der Trematoden« S. 186 zu folgendem Schluß: »Überhaupt glaube ich nunmehr nicht an eine primäre Monostomie unter den Digeneae; alles deutet darauf hin, daß der Bauchsaugnapf der Distomen ein für sämtliche *Digenea prosostomata* grundlegendes Organ ist, und daß es sich überall, wo es fehlt, um eine Reduktion handelt.« Es ist sicher zu begrüßen, wenn auch bei den Trematoden Wege eingeschlagen werden die zur Erkennung der natürlichen Verwandtschaft führen. In dieser Beziehung finden sich in den Arbeiten von Looss lehrreiche Ausführungen. Es genügt nicht, wie er S. 547 ... in »Weitere Beiträge

zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens« sagt, eine Gattung nur auf ein einziges charakteristisches Merkmal zu gründen; vielmehr entspricht es einem natürlichen System, wenn sämtliche Organe in Berücksichtigung gezogen werden. Das gleiche verlangt auch MONTICELLI. Das alles ist sicher für die Systematik wichtig; daß es aber allein zum Ziele führen wird, ist sehr zu bezweifeln; denn die Formen, die sich in Organisation und Gestalt kaum durch auffallende Merkmale unterscheiden lassen, sind eben zahlreich. Wenn man aber in Betracht zieht, daß Formen, die heute als verschiedene Arten aufgefaßt werden müssen, auf eine gemeinsame Stammform sich zurückführen lassen, so liegt darin ohne Zweifel ein Moment, das dieser Unsicherheit abhelfen kann. Dabei ist nicht zu vergessen, daß man, um die phylogenetischen Beziehungen berücksichtigen zu können, namentlich die Jugendformen und die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Parasiten kennen muß. Da das aber bis heute noch zu einem kleinen Teil erreichbar ist, so sollte das Hauptgewicht der Forschung gerade nach dieser Richtung verlegt werden.

Von besonderer Bedeutung und in der Literatur öfters erörtert ist auch der durch die Konservierung hervorgerufene Kontraktionszustand des Trematodenkörpers. Damit im engsten Zusammenhang stehen auch die Unterschiede in der Lagerung der einzelnen Organe je nach dem Altersstadium. Da beide Fragen hinsichtlich der Systematik von Wichtigkeit sind, so lasse ich hier meine sich darauf beziehenden Erfahrungen folgen.

1. Über die Kontraktionserscheinungen am konservierten Material.

Ich muß zum voraus feststellen, daß eine Behandlung dieser Erscheinung sehr erschwert wird durch den Umstand, daß beim Vergleichsmaterial (konserviertes — frisches) wohl selten genau das gleiche Altersstadium gefunden werden kann, so daß ich hier weniger genaue Maßdifferenzen als Lageverschiebungen im allgemeinen ins Auge fassen möchte. In dieser Beziehung habe ich durch meine Untersuchungen den Eindruck gewonnen, daß einer solchen Veränderung nicht alle Organe in gleich starkem Maße unterworfen sind. Man könnte also unter Berücksichtigung dieses Umstandes die Organe von *Collyriclum faba* in zwei Gruppen einteilen:

1. Solche, die sich mehr konstant verhalten.
2. Solche, die durch Kontraktion einer gewissen Veränderung unterworfen sind.

Zur Gruppe 1 gehören: Darm, Mundsaugnapf, Pharynx, Dotterstöcke, Excretionssystem und Schalendrüse.

In die zweite Gruppe lassen sich folgende Organe einreihen: Hoden und ihre Leitungswege, Uterussack, Genitalpori, Laurerscher Kanal, Keimstock und Hautbestachelung. Ebenso wird Form und Größe der Individuen stark beeinflußt.

Die Hoden unterliegen nach meinen Erfahrungen durch Konservieren einer bedeutenden Veränderung in ihrer Lage. Am frischen Material liegen sie seitlich auf der dorsalen Fläche der Darmschenkel, deren Spitzen genähert; in jedem Fall also hinter dem Keimstock und den Dotterstöcken. Am konservierten Material befinden sie sich häufig am Innenrande der Darmschenkel und nach vorn dem Keimstock genähert. Es gibt Fälle, wo sie direkt auf der Höhe des Keimstockes liegen. Was die männlichen Leitungswege betrifft, so ist klar, daß sie durch solche Lageverschiebungen der Hoden auch in Mitleidenschaft gezogen werden. Der Uterussack verändert sich insofern seiner Form nach, als es öfters vorkommt, daß am konservierten Material die Eier ausgetreten sind. In solchen Fällen zieht sich der Endsack des Uterus sehr unregelmäßig zusammen. Damit im Zusammenhang kann auch die Lage der Genitalpori innerhalb gewisser Grenzen schwanken. Am lebenden Objekt und an frisch konservierten Tieren fand ich sie durchwegs vor der Körpermitte und median oder ganz schwach seitlich. In Fällen aber, wo der Uterussack seine Gestalt verändert hatte, lagen sie häufig hinter der Mitte und seitlich stark verschoben. Der Laurersche Kanal ist beim konservierten Material im allgemeinen kürzer, d. h. die Windungen an der Oberfläche werden zusammengezogen. Der ganze Kanal macht den Eindruck eines gerade nach rückwärts und der Oberfläche zu verlaufenden Gebildes. Die Haut erscheint öfters gelockert und kann geradezu ein zerrissenes Aussehen annehmen. Leuckart erwähnt S. 10, daß eine solche Erscheinung häufig zu beobachten sei. Ich führe die Veränderung aber lediglich auf den Einfluß der Konservierungsmittel zurück; da am frischen Material davon nichts zu bemerken ist. Es ist klar, daß eine Veränderung der Haut auch auf die Stacheln wirkt. Die einzelnen Gruppen werden aufgelöst; so daß es manchmal den Anschein erweckt, als sei der Parasit gleichmäßig bestachelt. Nach Form und Größe erleidet der Parasitenkörper durch das Konservieren naturgemäß größere Veränderungen. Häufig ist der Körper stark in die Breite gezogen. Dann kann er oft auch eine ganz unregelmäßige Gestalt annehmen; indem die Kontraktion sich offenbar nicht an jeder Körperstelle in gleicher Weise fühlbar macht. Am

meisten werden jene Stellen davon betroffen, die muskelreich sind, so z. B. die beiden Enden des Körpers. Da nun aber im Innern Muskelzüge als Diagonalfasern quer durch den Körper ziehen, und zudem die Parenchymmuskeln sich der Oberfläche der einzelnen Organe anlegen, so ist eine gewisse Lageverschiebung im Innern und eine Formveränderung des ganzen Individuums erklärlich.

Die Vergleichung von konserviertem und frischem Material scheint mir wichtig zu sein, indem man oft bei Diagnosen die genaue Lage der einzelnen Organe heranzieht, wie z. B. die Lage der Hoden, der Genitalpori usw.

2. Abhängigkeit der Topographie der Organe vom Altersstadium.

Ich habe schon an andrer Stelle dargetan, welchen allgemeinen Unterschied im Gesamtaussehen die beiden Altersstadien bedingen (Geschlechts- und Verbreitungsstadium). Im ersteren erscheint der Körper gedrängt voll von den Genitalien. Die weiblichen Drüsen sind im noch relativ engen Raume voll entwickelt, so daß sie einander angenähert erscheinen. Die Hoden aber befinden sich noch weit rückwärts fast auf den Darmschenkelspitzen. Der Uterussack ist noch nicht oder nur schwach ausgebildet und bedingt eine mediane Lage der Genitalpori. So ist man auch gezwungen bei der genauen Beschreibung der Gattung das Altersstadium zu berücksichtigen. Es wird wohl das Richtige sein, das Geschlechtsstadium als Typus zu nehmen.

Wenn ich nun die geschilderten Faktoren zur Diagnose für *Collyriclum faba* heranziehe, so ergibt sich folgendes:

In Cysten zu zweien vorkommende Trematoden. Körperform annähernd rund. Dorsale Fläche stark gewölbt, ventrale weniger gewölbt bis flach. Haut mit Stacheln besetzt, die in Gruppen von vier bis acht Einzelstacheln stehen. Mundsaugnapf endständig. Darmschenkel einfach und zwei Drittel der Breite des Körpers einnehmend. Bauchsaugnapf fehlt. Terminal am Hinterende eine muskelreiche Partie, die bei der Fortbewegung als Saugorgan wirkt. Genitalpori auf einer papillenartigen Erhöhung, median etwas vor der Körpermitte gelegen. Excretionsblase birnförmig und bedeutend über die Mitte hinausreichend. Dotterstöcke aus zwei seitlich gelegenen Follikelgruppen (7) bestehend. Hoden dorsal den Darmschenkelspitzen genähert. Keimstock vor den Hoden, im ersten Körperdrittel, aus drei

lobösen Gruppen bestehend. Schalendrüse unmittelbar neben und unter dem Keimstock. LAURERscher Kanal vorhanden. Receptaculum seminis fehlt. Uterusschlingen hauptsächlich im hinteren Körperteil. Eier ohne Filamente, mit scharf abgesetztem Deckel und einer kleinen, seitlichen Spitze am entgegengesetzten Pol, sehr zahlreich.

Da wie schon bemerkt das Fehlen eines zweiten Saugnapfes als einziges Merkmal nicht ausreicht, um die systematische Stellung zu sichern, hat man die Entwicklungsgeschichte der Organe des Individuums zu berücksichtigen. Schon BRAUN und KOSSACK haben *Collyriclum faba* zu den Distomeen gestellt, indem sie zweifellos richtig erkannten, daß die Organisation des Tieres mehrere Distomeenmerkmale trägt. Ferner erkennt KOSSACK S. 577 zwischen *Distomum gastrophilum* und *Collyriclum faba* eine nähere Verwandtschaft. Schließlich hat ODHNER 1914 in »Die Verwandtschaftsbeziehungen der Trematodengattung *Paragonimus*« versucht, eine Familie, die *Collyriclum* einschließt, zu gründen. Vor allem verdient die letztgenannte Arbeit volle Beachtung, weil sie die Verwandtschaftsbeziehungen als Ganzes zu lösen sucht. Die neugegründete Familie nennt ODHNER Troglotremidae, wozu er folgende vier Gattungen zählt:

1. *Pholeter.*
2. *Collyriclum.*
3. *Troglotrema.*
4. *Paragonimus.*

Um eine klare Übersicht über die verwandtschaftlichen Beziehungen der drei Gattungen zu *Collyriclum* zu erhalten, werde ich die entscheidenden Merkmale in einer Tabelle zusammenstellen. ODHNER hat ferner in der oben zitierten Arbeit in einem Nachtrag auf die Ähnlichkeit von *Collyriclum faba* mit *Renicola pinguis* (Crep.) aufmerksam gemacht. Dieser Parasit wurde in den Nieren von *Podiceps cristatus* in cystenähnlichen Auftreibungen zu zweien aufgefunden. Es wurde erst von COHN ein rudimentärer Bauchsaugnapf aufgefunden. ODHNER bezeichnet diesen Parasiten als den nächsten Verwandten von *Collyriclum*. Eine weitere Form, die bei der Bildung eines Verwandtschaftskreises in Betracht fällt, ist *Brandesia turgida* (BRANDES). Die Gattung *Brandesia* wurde von STOSSICH auf *Distomum turgidum* gegründet. Diese zwei genannten Formen stehen zu *Collyriclum* in unverkennbarer Verwandtschaft. Ich werde sie deshalb ebenfalls in die Diskussion einbeziehen.

	Collyriclum	*Paragonimus*
Gestalt	rund; Hinterende zugespitzt. Rückenfläche gewölbt. Bauchfläche flach	eiförmig, länglich, Hinterende zugespitzt
Haut	Hautstacheln in Gruppen v. vier bis acht	Hautstacheln in Gruppen
Mundsaugnapf	Terminal am Vorderende	Terminal wenig ventral
Bauchsaugnapf	fehlt	in oder etwas vor d. Körpermitte
Pharynx	mittelmäßig. $^1/_2$ von M. S. N.	mittelmäßig
Oesophagus	kurz	kurz
Darmschenkel	sehr weit, bis zum letzten Viertel des Körpers reichend	mit Erweiterungen und Einschnürungen bis an das Hinterende reichend
Excretionssystem	birnförmig über die Mitte reichend	schlauchförmige Blase mit Gefäßstämmen
Genitalpori	fast median vor der Körpermitte	median in der Körpermitte
Copulationsorgan	schwach	schwach bis fehlend
Genitaldrüsen	♀ vor, ♂ hinter Körpermitte	♀ etwas vor, ♂ hinter der Körpermitte
Hoden	oval symmetrisch auf den Darmspitzen	gelappt zwischen den Darmschenkelspitzen
Keimstock	reich gelappt, seitlich	gelappt, fast in der Körpermitte
Uterusschlingen	hinter dem Keimstock zahlreich	seitlich vom Ovar einen Knäuel bildend
LAURERscher Kanal	vorhanden. Mündung: vorhanden, klein	vorhanden. Mündung vorhanden
Receptaculum seminis	fehlt	schwach
Dotterstöcke	rosettenförmig seitlich und vorn	über die ganzen seitlichen Körperteile verbreitet
Eier	zahlreich, klein, Deckel scharf abgesetzt	zahlreich klein
Wirt	Singvögel	Säugetiere
Vorkommen	in Cysten zu zweien. Ectoparasit	zu zweien in hornartigen Kapseln. Lungen

	Pholeter	*Troglotrema*
Gestalt	spindelförmig, Hinterende vorstülpbar; Rückenfläche gewölbt; Bauchfläche flach	eiförmig, mit terminaler Spitze, Rücken- u. Bauchfläche ungleich gewölbt
Haut	Stacheln nicht in Gruppen	Stacheln sehr dicht, nicht in Gruppen

	Pholeter	*Troglotrema*
Mundsaugnapf	Subterminal	Terminal oder schwach ventral
Bauchsaugnapf	größer als der Mundsaugnapf vor der Körpermitte	in oder vor der Körpermitte
Pharynx	mittelmäßig	$^1/_3$ vom Mundsaugnapf mittelmäßig
Oesophagus.	so lang als der Pharynx	$1^1/_2$mal so lang als der Pharynx
Darmschenkel	kräftig. Auf der Höhe der Hoden endigend	nahe an das Hinterende reichend mit Erweiterungen und Einschnürungen
Excretionssystem. . .	**Y**-förmig bis zum Bauchsaugnapf reichend	**Y**-förmig bis über den Bauchsaugnapf hinausreichend
Genitalpori	vor der Körpermitte etwas seitlich	median in oder hinter der Körpermitte
Copulationsorgane . .	schwach	ziemlich stark entwickelt
Genitaldrüsen.	♀ in der Körpermitte ♂ hinter der Körpermitte	♀ in der Körpermitte ♂ hinter der Körpermitte
Hoden	oval; zwischen den Darmschenkeln	oval, symmetrisch
Keimstock	reich gelappt in der Körpermitte	birnförmig; seitlich; etwas vor der Körpermitte
Uterusschlingen . . .	die Körpermitte einnehmend, sehr zahlreich	im hinteren Körper eine mediane Masse bildend
LAURERscher Kanal .	vorhanden, lang; Mündung vorhanden	vorhanden; Mündung vorhanden
Receptaculum seminis	ziemlich groß	sehr klein
Dotterstöcke	seitlich, der Darmschenkel die Körpermitte einnehmend	mächtig; die Seiten des Körpers ganz erfüllend
Eier.	klein, zahlreich, Deckel scharf abgesetzt	ziemlich groß, weniger zahlreich
Wirt	Phocaena communis	Mustela putorius
Vorkommen	zu zweien in Cysten, Magen und Pylorus	frei im Sinus frontales

	Renicola pinguis	*Brandesia turgida*
Gestalt	länglich; Hinterende zugespitzt; Rückenfläche gewölbt; Bauchfläche flach	fast rund; Hinterende zugespitzt. Rückenfläche gewölbt; Bauchfläche flach
Haut	?	schwache Schuppen
Mundsaugnapf	subterminal, 0,21 mm	etwas ventral, 0,55 mm
Bauchsaugnapf. . . .	hinter der Körpermitte, 0,073 mm	hinter der Körpermitte, 0,33 mm

	Renicola pinguis	*Brandesia turgida*
Pharynx	mittelmäßig	ziemlich kräftig
Oesophagus	kurz	kurz
Darmschenkel	sehr breit; kaum über die Mitte reichend	bis zur Mitte des Körpers reichend, breit
Excretionssystem	**Y**-förmig, Kanäle breit und bis an den Mundsaugnapf reichend	**V**-förmig, bis zum Bauchsaugnapf reichend
Genitalpori	Genitalatrium in der Körpermitte	flaches Genitalatrium etwas seitlich und etwas hinter der Körpermitte
Copulationsorgane	fehlen	kräftig
Genitaldrüsen	♀ in der Körpermitte, ♂ in u. hinter der Körpermitte	♀ in der Körpermitte, ♂ in der Körpermitte
Hoden	oval; asymmetrisch, zwischen den Darmschenkeln	symmetrisch, schwach gekerbt; in der Körpermitte
Keimstock	oval; median Körpermitte	kurz gelappt; hinter der Körpermitte
Uterusschlingen	hauptsächlich vor den Keimdrüsen	zahlreich vor und hinter dem Keimstock
LAURERscher Kanal	?	vorhanden. Mündung vorhanden
Receptaculum seminis	?	ziemlich groß
Dotterstöcke	seitlich die mittlere Region des Körpers einnehmend	einfach traubig; vor der Körpermitte
Eier	mittelgroß, zahlreich	mittelgroß; zahlreich mit Deckel
Wirt	Podiceps cristatus	Frosch
Vorkommen	zu zweien, cystenartige Auftreibungen; Niere	frei, LIEBERKÜHNsche Drüsen

Was in erster Linie die von ODHNER vereinigten vier Gattungen *Pholeter*, *Collyriclum*, *Troglotrema* und *Paragonimus* betrifft, so geht aus den Tabellen kurz zusammenfassend folgendes hervor:

Körperform rund bis eiförmig. Durch verschieden starke Wölbung deutlich abgegrenzte Rücken- und Bauchfläche. Hinterende in eine Spitze endigend. Haut mit Stacheln bedeckt, die in regelmäßigen Abständen stehen oder zu Gruppen vereinigt sind. Mundsaugnapf terminal oder etwas ventral gelegen. Bauchsaugnapf vorhanden oder fehlend. Darmschenkel bis in die Nähe des Hinterendes reichend; häufig mit unregelmäßig großem Durchmesser. Es ist wichtig und spricht deutlich für die Zugehörigkeit von *Collyriclum* in diese Gruppe, wenn durch meine Untersuchungen der Jugendform von *Collyriclum faba* es sich herausstellt, daß eine leicht wellige Ober-

fläche der Darmschenkel ebenfalls vorhanden ist. Das Excretionssystem weist zwei Formen auf. Entweder ist es einfach, d. h. aus einer kleineren oder größeren Blase bestehend, wie bei *Collyriclum* und *Paragonimus*, oder es besteht aus einer kleinen Endblase, von der aus zwei Kanäle nach vorn auseinander treten. Das ist eine große Differenz im Bau eines Organes und könnte gegen eine Vereinigung dieser Formen zu einer Familie Bedenken entstehen lassen. Aber auch hier entscheidet die Entwicklungsgeschichte des Organes. Die Jugendform von *Collyriclum* zeigt auf den verschiedenen Stadien deutlich, daß sich die Excretionsblase von hinten aus in Form von mehreren in den Körper hineinragenden Kanälen entwickelt. Damit dürfte bewiesen sein, daß *Collyriclum* auch in bezug auf das Excretionssystem in Verwandtschaft zu *Pholeter* und *Troglotrema* steht. Wie es in dieser Beziehung sich mit *Paragonimus* verhält, ist noch nicht zu entscheiden. Doch deuten die schlauchförmige Gestalt der Blase sowie die von hinten ausgehenden Gefäßstämme auf eine ähnliche Ausgangsform hin, wie sie bei *Collyriclum* zu finden ist.

Die Genitalpori sind bei allen vier Formen im allgemeinen in oder etwas vor der Körpermitte gelegen und meistens seitlich verschoben. Daß die kleine Schwankung in der Lage der Genitalpori nicht von Bedeutung ist, geht aus meiner Erörterung S. 540 hervor. Die Copulationsorgane zeigen bei allen vier Gattungen einen gemeinschaftlichen Zug, indem sie nur schwach entwickelt oder gar nicht vorhanden sind; offenbar eine Reduktionserscheinung, die gerade bei cystenbewohnenden Parasiten auffallend ist.

Die Hoden liegen durchweg hinter der Körpermitte, symmetrisch mehr oder weniger seitlich. Bei der Jugendform von *Collyriclum* liegen sie hinter den Darmspitzen. Ich habe S. 475 eine Erklärung für die spätere Lage der Hoden zu geben gesucht. Es geht aus jenen Befunden hervor, daß einer allzu genauen Bestimmung ihrer Lage nicht der Wert eines Familienmerkmals zukommt. Etwas große Differenzen scheint mir die Form der Hoden aufzuweisen, indem die Testikel bei *Paragonimus* reich gelappt sind. Zwischen den zwei extremen Formen kann indessen eine Übergangsform leicht aufgefunden werden in der nachher zu besprechenden Gattung *Brandesia*.

In bezug auf die Lage des Keimstocks bei den vier Gattungen gilt dasselbe, was ich oben über die Lage der Hoden gesagt habe. Auch die Form des Organes weist ähnliche Differenzen auf. Das Ovarium ist bei *Collyriclum*, *Pholeter* und *Paragonimus* reich gelappt, während *Troglotrema* einen birnförmigen Keimstock besitzt. Daß in diesen

zwei Keimstockformen aber nicht ein Merkmal liegt, welches eine Vereinigung zu einer Familie ausschließt, beweist die Entwicklungsgeschichte des Ovars von *Collyriclum*. Es ist in der Jugend oval, ohne die geringste Differenzierung in Lappen.

Die Uterusschlingen sind in allen Fällen zahlreich, teils mehr im hintern Körper (*Collyriclum* und *Troglotrema*), teils mehr in der Körpermitte (*Paragonimus* und *Pholeter*) gelegen. Das Hauptmerkmal dürfte in der zahlreichen Schlingenbildung liegen. Der LAURERsche Kanal ist überall vorhanden, und was mir besonders auffallend erscheint, es kann eine Ausmündung auf der dorsalen Fläche in allen Fällen konstatiert werden. *Collyriclum* nimmt zwar in gewissem Sinn eine Sonderstellung ein, indem in späteren Altersstadien die Öffnung des Kanales eine Rückbildung erfährt. Das Receptaculum seminis ist schwach entwickelt und fehlt bei *Collyriclum* vollständig.

Was die Dotterstöcke betrifft, so nehmen sie einen großen Raum ein und sind dorsal gelegen; bei *Collyriclum* und *Pholeter* mehr konzentriert und bei *Paragonimus* und *Troglotrema* die ganzen Seiten einnehmend. Es ist interessant zu konstatieren, daß sie bei *Collyriclum* in der Jugend vom Mundsaugnapf bis in die Mitte des Körpers sich hinziehen, also eine Gestaltung besitzen, die an diejenige von den andern drei Gattungen erinnert. Ihre dorsale Lage und relativ große Ausdehnung wird als ausschlaggebendes Merkmal herangezogen werden dürfen. Die Eier sind zahlreich, klein und meistens mit scharf abgesetztem Deckel versehen. *Collyriclum*, *Paragonimus* und *Pholeter* kommen in Cysten paarweise vor, während *Troglotrema* nicht encystiert ist.

Aus den obigen Ausführungen geht sicher hervor, daß die ODHNERsche Auffassung über die Verwandtschaft der Trematodengattung *Paragonimus* ihre volle Berechtigung besitzt. Damit hat der Autor für die Schaffung eines natürlichen Systems der Trematoden entschieden einen glücklichen Schritt vorwärts getan.

Die Tabelle S. 544 u. 545 enthält nun die Diagnosen der zwei weiteren Formen, *Renicola pinguis* (Crepl.) und *Brandesia turgida* (Stss.). Die verwandtschaftliche Zugehörigkeit zur Familie der Troglotremidae gibt sich in folgenden Merkmalen kund: Körper oval oder rund. Terminales Hinterende zugespitzt. Rücken- und Bauchfläche sind durch verschieden starke Wölbung gekennzeichnet. Die Lage des Mundsaugnapfes ist im allgemeinen terminal bis schwach ventral. Der Bauchsaugnapf ist bei beiden Formen vorhanden; im Gegensatz zu den Troglotremidae aber eher hinter der Körpermitte gelegen. Bei *Renicola*

weist er derart minimale Dimensionen auf, daß diese Form geradezu als Übergang von den bauchsaugnapftragenden zu den bauchsaugnapflosen Troglotremidae hingestellt werden kann. Die Darmschenkel sind kräftig, im übrigen aber etwas kürzer als bei den andern Gattungen. Das Excretionssystem zeichnet sich bei *Renicola* durch die Länge der Gefäßstämme aus. Bei *Brandesia* ist nur der Blasenteil sehr klein; sonst aber sind die zwei nach vorn ziehenden Kanäle normal entwickelt. Die Mündung der Genitalien wird bei beiden Formen durch ein flaches Genitalatrium gebildet. Ich habe an andrer Seite ausgeführt, daß bei *Collyriclum* ein solches am konservierten Material vorgetäuscht werden kann und glaube daher diese kleine Differenz unberücksichtigt lassen zu können. Die Hoden sind in beiden Fällen in oder wenig hinter der Körpermitte gelegen, bei *Renicola* allerdings unsymmetrisch. Auch bei *Collyriclum* kann mitunter eine unsymmetrische Lage beobachtet werden, was hier entschieden als individuelle Variation aufzufassen ist. Der Keimstock nimmt bei *Renicola* eine Ausnahmestellung ein, insofern er oval ist. Aus dem gleichen Grunde, der S. 547 angeführt wurde, erachte ich diese Differenz nicht als derart, um die Form von der Familie der Troglotremidae auszuschließen, um so mehr als bei *Brandesia* der Keimstock ganz schwache Einkerbungen zeigt und also von den stark lobösen Formen zu den einfachen hinüberführt. Die Lage des Ovars entspricht dem Familienmerkmal. Über den LAURERschen Kanal konnte ich bei *Renicola* den vorhandenen Arbeiten nichts entnehmen. Die Dotterstöcke nehmen bei *Renicola* ganz ähnlich wie bei *Pholeter* die Mitte des Körpers ein, während sie bei *Brandesia* sich mehr denjenigen von *Collyriclum* nähern. Die Uterusschlingen sind zahlreich, bei *Renicola* zum Teil vor dem Keimstock, bei *Brandesia* aber mehr hinter demselben, wodurch die letztere Form wieder *Collyriclum* näher steht. Die Eier sind zahlreich und klein. *Renicola* kommt in cystenähnlichen Auftreibungen zu zweien vor, während *Brandesia* einzeln lebt.

Wie man sieht, besitzen die zwei Gattungen *Brandesia* und *Renicola* die Merkmale der Familie der Troglotremidae. Einzig hinsichtlich der Haut und der Lage des Bauchsaugnapfes muß der Familiendiagnose von ODHNER noch hinzugefügt werden: Die Haut entweder mit spitzen Stacheln oder mit Schuppen durchsetzt. Bauchsaugnapf entweder unmittelbar vor oder hinter der Körpermitte. Da der Angliederung der beiden Gattungen an die Familie der Troglotremidae kein Hindernis im Weg ist, so würde die Familie also statt vier in Zukunft sechs Gattungen umfassen, und zwar:

1. *Troglotrema.*
2. *Paragonimus.*
3. *Brandesia.*
4. *Pholeter.*
5. *Renicola.*
6. *Collyriclum.*

In dieser Reihenfolge aufgezählt, würden sie eine absteigende Stufenleiter in bezug auf den allmählichen Verlust des Bauchsaugnapfes darstellen. Es ist wohl möglich, daß noch mehr Formen der Familie zugehören könnten; so vielleicht *Phaneropsolus micrococcus* (Rud.). Es ist aber vorläufig nur eine Vermutung, und da ich über das Objekt nicht verfüge, so dürfte diese Andeutung zur Entscheidung der Frage anregen.

Eine weitere Frage in der Systematik ist die, an welche Stelle des Systems die Familie der Troglotremidae einzureihen ist. Odhner möchte sie an die Familie der Heterophyidae anschließen. Ich bin nicht im Falle mich über diese Frage definitiv auszusprechen, möchte aber hinweisen auf die Unterfamilie der Brachycoelinae, deren Diagnose nach Looss S. 607 eine nähere Verwandtschaft mit den Troglotremidae vermuten läßt.

Basel, im Juni 1916.

Literaturverzeichnis.

van Beneden, P. J., Mémoire sur les vers intestinaux. Suppl. aux Compt. rend. de l'Acad. d. sc. Paris. T. III. 1858.

Bettendorf, H., Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. X.

Brandes, G., Revision der Monstomiden. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd. XII.

— Zum feinern Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII.

Braun, M., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vermes.

— Trematoden der Bursa fabricii, des Eileiters und der Eier der Vögel. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. XXIX.

— Zur Revision der Trematoden der Vögel. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. XXIX.

— Zur Kenntnis der Trematoden der Säugetiere. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XIV.

— Über Clinostomum Leidy. Zool. Anz. Bd. XXII.

— Tierische Parasiten des Menschen I.

— Fascioliden der Vögel. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 16.

— Über Dist. cucumerinum Rud. Zool. Anz. Bd. XXII.

Bremser, J. G., Schmalz 19 Tabulae anatomiam entozoorum illustrantes. Dresden 1831.

Bugge, G., Zur Kenntnis des Excretionsgefäßsystemes der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XVI. 1902.

Buttel-Reepen, H., Zwei große Distomen. Zool. Anz. Bd. XXIII.

Cohn, L., Mitteilungen über Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXV.

— Helminthologische Mitteilungen II. Arch. Naturg. Bd. I. 1904.

— Renicola pinguis. Arch. f. Naturg. Bd. I. 1904.

— Zur Kenntnis einiger Trematoden. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. Bd.XXXIV.

Coe, W. R., Bau des Embryo bei Dist. hepat. Zool. Jahrb. Anat. IX.

Cole, C. J., Trematode Parasite. Bull. Wisconsin nat. Hist. Soc. Vol. IX.

Creplin, F., Monstomum faba Bremseri. Wiegmanns Arch. Naturg. Berlin. 5. Jahrg. Bd. I.

Dujardin, F., Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux. Paris 1845.

Goldschmidt, R., Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zool. Anz. Bd. XXXIV.

— Über Bau und Embryonalentwicklung von Zoogomus mirus. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.

Hausmann, L., Zur Faunistik der Vogeltrematoden. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. XXVI.

Heini, W., Zur Epithelfrage der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII, 1904.

v. Hofsten, N., Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden Zool. Anz. Bd. XXXIX.

Jägerskiöld, L. A., Kleine Beiträge zur Kenntnis der Vogeltrematoden. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. XLVIII.

— Über Monostomum lacteum. Festschr. f. Lilljeborg.

Juel, H. O., Beiträge zur Anatomie der Trematodengattung Apoblema. Bih. Till. K. S. N. Vet. Akad. Handl. Bd. XV.

Katsurada, F., Beitrag zur Kenntnis des Dist. Westermanni. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allgem. Pathol. Jena. Bd. XXVIII.

Kerbert, C., Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XIX

— Zur Trematoden-Kenntnis. Zool. Anz. 1878.

Kossack, W., Über Monostomiden. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XXXI.

— Neue Distomeen. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. LVI.

Kubo, Morphologie des Dist. pulmonale. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. LXV.

Leuckart, F. S., Helminthologische Beiträge. Zool. Bruchstücke 3.

Leuckart, R., Die menschlichen Parasiten. Bd. I.

— Die Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Arch. Naturg. 48. Jahrg.

v. Linstow, Über eine neue Art von Copula bei Distomeen. Zool. Anz. Bd. XXVIII.

Loos, A., Ist der Laurersche Kanal der Trematoden eine Vagina? Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. 1893 b.

— Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. Zool. Centralbl. 3. Jahrg. Nr. 10.

— Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematodenfauna Ägyptens; zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retzius. Zool. Jahrb. Bd. XII.

LOOS, A., Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten, nebst Erörterungen zur Systematik und Nomenklatur. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XVI.

— Über Amphistomum subclavatum und seine Entwicklung. Festschr. f. LEUCKART.

— Über neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Arch. f. Naturg. 64. Jahrg. Bd. II.

— Schistosomum japonicum Katsurada, eine neue asiat. Bilharzia d. Menschen. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. XXXIX.

— Die Distomen unsrer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. Biblioth. Zool. Heft 16.

— Über den Bau von Dist. heterophyes v. Sieb. und Dist. fraternum n. sp. Lib. Stiles.

MIESCHER, F., Beschreibung und Untersuchung d. Monostomum bijugum. Akad. Einladungsschrift v. Prof. Dr. FISCHER, Basel.

— Beobachtungen über Monostomum bijugum. Bericht ü. d. Verh. d. Schweiz. naturf. Gesellschaft Basel. 23. Vers.

MIYAGARA, Y., Über den Wanderungsweg des Schistosomum japonicum von der Haut bis zum Pfortadersystem. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. LXVI.

— Über den Wanderungsweg des Schistosomum japonicum durch Vermittlung des Lymphgefäßsystems des Wirtes. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. 1. Abt. Bd. LXVIII.

MONTICELLI, F. S., Saggio di una morfologia dei Trematodi. Tesi p. ottenere la privata docenza in Zool. n. R. Univ. di Napoli.

MUELLER, A., Die Wurmparasiten der Vögel. Verh. ornith. Ges. Bayern. Bd. IV.

ODHNER, T., Zur Anatomie der Didymozoen. Ein getrenntgeschlechtlicher Trematode mit rudimentärem Hermaphroditismus. Zool. Stud. Tullberg Upsala.

— Zum natürlichen System der Trematoden. I. II. III. IV. V. Zool. Anz. Bde. XXXVII, XXXVIII, XLI.

— Synaptobothrium copulans. Zool. Anz. Bd. XXX.

— Verwandtschaftliche Beziehungen der Trematoden-Gattung Paragonimus. Zool. Bidrag f. Upsala. III. 1914.

— Über Distomeen, welche den Excretionsporus als Anus verwenden können. Zool. Anz. Bd. XXXV.

— Über eine neue Distomidengattung. Zeitschr. Naturw. Bd. LXXIII.

POHL, J., Über das Vorkommen von Dist. acutum. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XLVIII.

RAILLET, AL., Monost. faba Bremser chez le geai (Garrulus glandarius). Arch. de parasitol. Vol. I. 1898.

SCHAUINSLAND, H., Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. XVI.

SOMMER, F., Zur Anatomie des Leberegels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV.

SINITZIN, D. F., Beitr. zur Naturgeschichte der Trematoden. Die Dist. der Fische und Frösche der Umgebung Warschaus. Zool. Centralbl. XIII.

SCHUBMANN, W., Eibildung und Enbryonalentwicklung von Fasciola hepatica. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXI.

TASCHENBERG, O., Didymozoon eine neue Gattung in Cysten lebender Trematoden. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Berlin 1879.

Walter, E., Über den Bau der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVI.
Wedl, C., Helminthologische Notizen. Sitzungsber. Akad. Wien math.-naturw. Kl. Bd. XVI.
Willemoes-Suhn, R., Helminthologische Notizen III. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIII.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

AM, Ausmündung des Laurerschen Kanals. *B*, Bindegewebe; *C*, Cuticula; *CB*, Cirrusbeutel; *Ci*, Cirrus; *CR*, Centralraum; *CW*, Cystenwand; *DE*, Ductus ejaculatorius; *DG*, Dottergang; *DSch*, Darmschenkel; *DSt*, Dotterstock; *DZ*, Dotterzellen; *EB*, Excretionsblase; *EC*, Endkomplex; *EG*, Excretionsgefäß; *EK*, Excretionskanal; *EM*, Einmündung des L. K. in den Endkomplex. *EML*, Einmündung des L. K. in den Centralraum; *EP*, Excretionsporus; *GM*, Grundmasse; ♀ u. ♂ *GÖ*, weibl. und männl. Genitalöffnung; *GP*, Genitalpori; *H*, Hoden; *HR*, Hohlraum im Endkomplex; *HR'*, Hohlraum im Endkomplex mit dem L. K. noch in Verbindung; *K*, Keimstock; *KB*, Keimballen; *KG*, Keimgang; *KL*, Keimlager; *KW*, Keimstockwand; *Kl E*, Kleine Erweiterung des L. K. im Schalendrüsenkomplex; *LC*, Laurerscher Kanal; *LM*, Längsmuskeln; *MSN*, Mundsaugnapf; *Oe*, Oesophagus; *P*, Parenchym; *P'*, Parenchym mit Genitalprodukten durchsetzt; *Ph*, Pharynx; *Pl*, Platten; *PM*, Parenchymmuskeln von außen an den Cirrusbeutel schließend; *PP*, Pars prostatica; *SchD*, Schalendrüse; *Sp*, Sperma; *St C*, Stratum corneum; *St G*, Stachelgruppen; *St C + M*, Stratum + Str Malpighi bilden die innere Auskleidung der Cyste: *StM*, Stratum malpighi; *THE*, Terminales Hinterende; *U*, Uterus; *US*, Uterussack; *V*, Vagina; *VBK*, Verbindungskanäle zwischen den einzelnen Hohlräumen des Endkomplexes. *Vd*, Vas deferens; *Ve*, Vasa efferentia; *VS*, Vesicula seminalis; *W*, Windungen des L. K. *WstZ*, wandständige Zellen im Keimstock; *WZ*, Wandzellen am Ende des L. K. und der ♀ Genitalöffnung; *ZE*, Zellen im Umkreis des Excretionsporus; *ZK*, Zellkern.

Tafel XI.

Fig. 1. Jugendform von *Collyriclum faba*.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch den Vorderkörper mit etwas eingekrümmtem Rande.

Fig. 3. *Collyriclum faba* von der Ventralfläche.

Fig. 4. Sagittalschnitt auf dem Verbreitungsstadium mit besonders charakteristisch gestaltetem Hinterende.

Fig. 5. In einen Federfollikel eingewanderter Embryo.

Fig. 6. Embryo im Begriffe eine Cyste zu bilden. *Ch*, die Cyste ist am Hinterende des Embryo entwickelt.

Fig. 7. Schnitt durch die Haut im Verbreitungsstadium.

Fig. 8. Schnitt durch die Haut im Jugendstadium.

Fig. 9. Schnitt durch die Mündung des Laurerschen Kanals nach außen.

Fig. 10. Rekonstruktion des LAURERschen Kanales im Geschlechtsstadium.

Fig. 11. LAURERscher Kanal im Verbreitungsstadium. Erste Rückbildungsstufe.

Fig. 12. LAURERscher Kanal im Verbreitungsstadium. Zweite Rückbildungsstufe.

Fig. 13. Terminales Körperhinterende. *QM*, quergerichtete Muskeln; *LM*, längsgerichtete Muskeln.

Tafel XII.

Fig. 14. Endkomplex des L. K. Die Verbindung mit dem L. K. ist noch vorhanden.

Fig. 15. Querschnitt durch den L. K. im Schalendrüsenkomplex.

Fig. 16. Schnitt durch den Keimstock vor der Geschlechtsreife.

Fig. 17. Schnitt durch den Keimstock während der Geschlechtsreife.

Fig. 18. Schnitt durch den Keimstock nach der Geschlechtsreife.

Fig. 19. Schnitt durch die Anlage des Dotterstockes.

Fig. 20. Schnitt durch den Dotterstock auf einem frühen Geschlechtsstadium.

Fig. 21. Schnitt durch den Dotterstock zur Zeit der Geschlechtstätigkeit.

Fig. 22. Dotterstock mit reifem Dottermaterial, wie es zur Eibildung zur Verwendung gelangt.

Fig. 23. Schnitt durch einen Dottergang mit reifem Dottermaterial.

Fig. 24. Excretionssystem im Jugendstadium.

Fig. 25. Querschnitt durch den Uterus nahe am Centralraum.

Fig. 26. Querschnitt durch den Uterus hinter der Körpermitte.

Fig. 27. Rekonstruktion der Centralstelle der weiblichen Genitalien.

Fig. 28. Embryo nach dem Leben.

Fig. 29. Schnitt durch die männliche und weibliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 30. Schnitt durch die männliche Geschlechtsöffnung.

Fig. 31. Schnitt durch die Cyste.

Fig. 32. Dauercyste mit Embryo.

Fig. 33. Ei aus dem Uterussack. Embryo mit zwei vorgebildeten Individuen.

Fig. 34. Ei nach dem Aufenthalt im Thermostaten.

Über das Verhalten des Chondrioms während der Eibildung bei Dytiscus marginalis L.

Von

† Prof. Dr. **Józef Nusbaum-Hilarowicz**[1]

(Dir. d. Zoolog. Instit. d. Univ. Lemberg).

Mit Tafel XIII—XVI.

I. Historisches.

Über das Chondriom (Plastosomen, Chondriosomen, Mitochondrien, Chondriomiten) des Insekteneies, besonders aber über die Rolle desselben bei der Ovogenese besitzen wir bisher sehr wenige Beobachtungen; die Frage ist aber besonders wichtig eben in bezug auf die Insekten, wo so interessante Einrichtungen zur Ernährung der jungen Eizellen und zur Dotterbildung vorhanden sind. Meine Untersuchungen in dieser Richtung, die ich am Ei von *Dytiscus marginalis* durchgeführt habe, haben mich zu sehr interessanten, ja, ich möchte sagen, zu ganz unerwarteten Resultaten geführt von allgemein biologischer Bedeutung. Es zeigte sich nämlich, daß im Stadium der bei der Eibildung hervortretenden und von GIARDINA (10) beschriebenen »Rosette«, welche aus 16 Oogonien besteht und zwar einer Eizelle und 15 Nährzellen, wie auch später, wenn die Oocyten mit ihren weniger zahlreichen Nährzellen (Dotterzellen) in den Eikammern der Ovarialröhren verbunden sind, in allen Nährzellen das Chondriom sehr üppig entwickelt ist und in das Eiplasma etwa in Gestalt von ganzen Strömen von Mitochondrien und Chondriomiten überwandert, wo es zur Bildung der Dotterelemente verwertet wird. Wir finden hier also eine biologisch höchst interessante Tatsache, daß man im Insektenei ein endogenes (im Eiplasma selbst gebildetes) und ein exogenes, oder, wie wir es auch nennen können, ein eigenes, autochtones und fremdes oder alloiochtones Chondriom unterscheiden können.

[1] Der Verfasser benutzte bisher im größten Teil seiner wissenschaftlichen Arbeiten nicht diesen vollen Familiennamen, sondern den verkürzten NUSBAUM.

Der erste, der die Mitochondrien im Insektenei sehr wahrscheinlich vor Augen hatte, aber die Natur derselben nicht erkannt hat, war GIARDINA. Man muß zu einem solchen Schluß gelangen, wenn man zahlreiche Abbildungen dieses Verfassers z. B. die Fig. 77, 78, 79, 80 seiner Arbeit über *Dytiscus*-Oogenese vom Jahre 1901 betrachtet; sehr wahrscheinlich, da GIARDINA keine spezifischen Chondriomfärbungen angewendet hat, übersah er das Vorhandensein von Mitochondrien und nahm eine Netzstruktur des Plasmas an. In seinem so sehr inhaltsreichen und kritischen Berichte (6) über »Plastosomen, Apparato reticulare interno und Chromidialapparat« äußert sich J. DUESBERG (1912) folgendermaßen und ganz richtig über die Beobachtungen von GIARDINA (S. 727):

»In einem 1902 veröffentlichten Aufsatz bildet GIARDINA einige Stadien der Ovogenese bei Insekten ab und zeigt in den Fig. 11 und 16 bei *Mantis religiosa* eine viel dunklere protoplasmatische Zone, welche sicher der schlecht konservierten oder unelektiv gefärbten vitellogenen Schicht entspricht.

Derselbe Autor beschreibt (1904) bei mehreren Insekten (*Mantis religiosa, Periplaneta orientalis, Stenobothrus bicolor, Gryllus arvensis* — und auch bei *Helix arvensis* —) unter dem Namen »Zona plasmatica perinucleare« eine spezielle Zone des Oocyten, welche in den frühen Stadien der Wachstumsperiode erscheint und ganz in der Nähe des Keimbläschens liegt. Diese Zone ist zuweilen halbmondförmig, umgibt aber am häufigsten den Kern vollständig. Ihre Struktur ist oft körnig (Fig. 13, 14). Sie ist vom übrigen Cytoplasma durch eine wirkliche Membran deutlich abgegrenzt. In einem vorgeschritteneren Stadium der Wachstumsperiode verschwindet diese Membran, die perinucleäre Zone wird blasser und vermischt sich endlich mit dem übrigen Ovoplasma. GIARDINA hält diese Zone für einen differenten Teil des Protoplasmas und verwirft die Intervention des Kernes bei seiner Bildung. Die am natürlichsten scheinende Erklärung der Abbildungen von GIARDINA ist die, daß dieser Autor die spezifischen Microsomen des Eies vor Augen gehabt hat, im Stadium, in dem sie in einem kompakten Haufen zusammenliegen; jedoch waren sie ungenügend konserviert; dies geht aus der Prüfung seiner Bilder und auch aus der Tatsache hervor, daß er in einem weiteren Stadium diese Schicht sich mit dem übrigen Ovoplasma vermischen und verschwinden sieht, was wahrscheinlich dem Stadium der Auflösung der vitellogenen Schicht entspricht.«

Diesen Ausführungen von DUESBERG kann ich auf Grund meiner

eigenen Beobachtungen an *Dytiscus*, die ich weiter unten anführen werde, beipflichten, ich meine aber, daß die vitellogene perinucleäre Schicht bei den von Giardina untersuchten Insekten nicht verschwindet, wie es Duesberg vermutet, vielmehr daß die Elemente dieser Schicht sehr wahrscheinlich sich im Plasma gleichmäßig verteilen und vielleicht später an der Peripherie sich verdichten, um hier die ersten Dotterelemente zu bilden, wie man es bei *Dytiscus* beobachten kann.

Fauré-Frémiet (7) erwähnt in seiner Arbeit (1909) über die Mitochondrien der Protozoen und der Geschlechtszellen (S. 585), daß »bei *Pyrrhocoris apterus* Henneguy die Mitochondrien des Eies gefärbt hat; sie erscheinen im Cytoplasma, zwischen den Dotterkörnern, wenn dieselben anfangen sich zu entwickeln, entweder in Gestalt von Granulationen, die in kleinen Massen zusammengehäuft sind, oder in Gestalt von Filamenten; im »pedoncule« des Eies sind diese Elemente in parallelen Reihen angeordnet, wie es Fauré-Frémiet an den von seinem Lehrer angefertigten Abbildungen sehen konnte; ebenfalls waren die Mitochondrien auch in den Follikularzellen zu sehen.

Bei *Apis mellifica* hat Duesberg (5, 1908) sowohl in den abgelegten Eiern, wie auch folglich den bei der Reifungsperiode angelangten Eiern Körner beschrieben, welche die Farbereaktion der Plastosomen aufweisen und von den Dotterkörnern gut zu unterscheiden sind. Diese Microsomen liegen zwischen den Dotterelementen und sind besonders um die Teilungsfigur angehäuft. Dieser Beschreibung fügt Duesberg (6, 1912) hinzu, daß diese Körner schon in den ersten Stadien der Ovogenese vorkommen. Sie gehen in die Blastodermzellen über.

Buchner (6, 1909) beobachtete in den Oogonien und Oocyten der *Gryllus*-Eier Mitochondrien, die er »Chromidien« nennt und die er von dem Kern abstammen läßt (und zwar von dem accessorischen Chromosom, welches seine Substanz in das Ooplasma ergießt). Diese Beobachtung von Buchner beruht möglicherweise auf einem Irrtum und hat ihren Grund in der überaus falschen, aprioristischen Fassung der Chromidienfrage seitens mancher Münchener Zoologen der letzten Jahre. Duesberg (6, 1912) ist der Meinung, daß den Beobachtungen von Buchner auch schlecht konservierte Präparate vorlagen und er drückt sich u. a. über diese Arbeit Buchners folgendermaßen aus (S. 728): »Ich füge endlich noch hinzu, daß die sich auf die Plastosomen der *Gryllus*-Eier beziehenden Abbildungen nicht besser sind als die, welche Buchner von den Samenzellen gibt und hinsichtlich der Konservierung seines Materials kein größeres Vertrauen einflößen wie die letzteren.«

Die Mitochondrien im Ei der Myriopoden, die so nahe den Insekten stehen, hat Fauré-Frémiet (7, 1909) beschrieben und zwar bei *Lithobius forficatus*, und was für uns besonders wichtig ist, hat er die Rolle derselben als Bildner der Dotterelemente konstatiert, was, wie wir es unten darstellen werden, auch wir bei *Dytiscus marginalis* ganz sicher feststellen konnten.

Fauré-Frémiet (S. 585) beschreibt folgendermaßen den Mitochondrialapparat im Ei von *Lithobius forficatus*. Das Protoplasma der jungen Oogonien enthält eine große Anzahl von Mitochondrien, die im frischen Zustand als reguläre, etwas lichtbrechende Körnchen hervortreten, manchmal verbunden zu kurzen Ketten von 4 μ Länge. Diese Mitochondrien, die sich durch die Methoden von Benda und Regaud färben, sind gleichmäßig verteilt im ganzen Plasma des jungen Oogonium. Wenn dieses sich entwickelt, wächst die Zahl der Mitochondrien, was möglicherweise durch Wachstum und Fragmentation der Filamente und der Ketten zustande kommt. Eine gewisse Anzahl dieser Mitochondrien verbindet sich zu dickeren, irregulären Massen, von verschiedener Größe, welche an Schnitten als intensiv gefärbte Flecken hervortreten. Diese Mitochondrienmassen scheinen einer chemischen Umbildung zu unterliegen, indem sie mehr lichtbrechend werden und »fettige Massen« (»masses graisseuses«) bilden, welche zu Bestandteilen des Dotters werden, wie auch Kügelchen von differenter Färbbarkeit liefern, welche im Cytoplasma erscheinen.

Derselbe Verfasser (8, 1908) beschreibt sehr interessante Verhältnisse in den jungen Oocyten von *Iulus*. Hier sind die Mitochondrien im ganzen Cytoplasma zuerst gleichmäßig verteilt; sie vermehren sich und bilden Kettchen. In etwas späteren Entwicklungsstadien umgeben die Mitochondrien den Kern, wo sie eine verdichtete perinucleäre Schicht bilden, um in noch späterem Entwicklungsstadium nach der Peripherie zu überwandern, wo die Schicht sich auflöst in dem Moment, wo der Dotter zum Vorschein kommt. Diese Verhältnisse erinnern vollkommen an diejenigen, die ich bei *Dytiscus* beobachtet habe.

Die Beobachtungen von Fauré-Frémiet an Myriopoden anführend, bemerkt Duesberg (6, 1912), daß dieselben in gewisser Hinsicht an diejenigen von Nemec (21, 1897) über die Eier mehrerer Diplopoden und besonders von *Polyzonium germanicum* Brdt. erinnern. Nemec beschreibt nämlich das Vorhandensein eines Käppchens, welches aus feinen Körnchen besteht und dem Kern der mittelgroßen Eier aufliegt. In diesem Käppchen sieht nun Duesberg ganz richtig ein Homologon der vitellogenen perinucleären Schicht von Fauré-Frémiet.

II. Eigene Untersuchungen an Dytiscus.

A. Einleitende Bemerkungen.

Indem ich zur Beschreibung der Verhältnisse beim *Dytiscus marginalis* übergehe, muß ich zuerst mit einigen Worten an manche Tatsachen, betreffend die Oogenese bei diesem Käfer nach den bekannten Untersuchungen von Andraea Giardina (10, 1901) erinnern, Tatsachen, die ich übrigens fast vollkommen bestätigen kann und deren Kenntnis uns zum Verständnis der von mir gefundenen Verhältnisse unentbehrlich ist.

Die Ovarialröhre besteht beim *Dytiscus* aus: 1. einem langen terminalen Faden, 2. aus einer Terminalkammer und 3. aus einer Ovarialröhre sensu strictori, in welcher eine Anzahl von Oocyten alternierend mit den Gruppen von Ernährungszellen (Dotterzellen) vorhanden sind. Gegen Will (1886), Korschelt (1886), Leydig (1888), Henking (1892), de Bruyune (1898), nach welchen das Terminalfilamentum als ein Syncytium mit darin zerstreuten Kernen besteht, bin ich mit Giardina (1901) im Einklang, nach welchem die Zellen des größten Teiles des Terminalfadens faserförmig ausgezogen (in der Richtung der Längsachse des Fadens) sind. Nach Korschelt (16, 1886) »bleiben bei *Dytiscus* die indifferenten Kerne an der Spitze der Endkammer, welche denen des Endfadens entsprechen, in ihrer typischen Gestaltung erhalten und sich durch die Endkammer hindurch unmittelbar bis in die Kerne des Eiröhrenepithels verfolgen lassen; die indifferenten Kerne an der Spitze der Endkammer gehen durch Vergrößerung und durch Änderung ihrer Struktur in die Keimzellen über, aus denen sich weiterhin die Eizellen einesteils und die Nährzellen andernteils entwickeln«. Nach Korschelt sind also die drei verschiedenen Zellenarten (Follikelepithel, Eizellen, Nährzellen) der Eiröhre von *Dytiscus* auf die indifferenten Zellelemente an der Spitze der Eiröhre zurückzuführen. Diese Beobachtungen von Korschelt wurden durch die Untersuchungen von Giardina als unrichtig erklärt.

Giardina (10, 1901) zeigte nämlich, daß im Monate September und Dezember an der vorderen Spitze der Terminalkammer beim *Dytiscus* zwei Zellenarten sich befinden, die einen, kleinen, sind Epithelzellen, die andern, größeren, entsprechen den Korscheltschen Keimzellen, aber dieselben differenzieren sich nicht teilweise zu definitiven Eizellen, teilweise zu Nährzellen, wie es Korschelt behauptete, sondern eine jede dieser Zellen d. h. ein jedes Oogonium wächst, und nachdem aus demselben durch vier Zellteilungen 16 Zellen entstehen, die rosetten-

artig miteinander verbunden sind, bildet eine dieser 16 Zellen einer jeden Rosette die Eizelle (Oocyt), während die übriggebliebenen 15 Zellen Nährzellen darstellen. Diese Beobachtungen von GIARDINA halte ich auf Grund meiner Untersuchungen, die ich in den Monaten Februar, März, April und Mai durchgeführt habe, für vollkommen richtig, da ich ebenfalls verschiedene Stadien der Teilungen der Oogonien und die Bildung von Zellenrosetten beobachtet habe, wobei ich auch die Richtigkeit der sehr interessanten Beobachtung von GIARDINA in betreff der »divisioni differenziali« und des Vorhandenseins des »annello cromatico« bestätige.

Die vier erwähnten Zellteilungen erfolgen auf eine solche Art und Weise, daß die 15 Nährzellen einer Rosette vermittels kurzer Stiele, die gegen den Oocyten gerichtet sind, mit diesem letzteren verbunden bleiben. Von den Rosetten gehen nach GIARDINA diejenigen zugrunde, welche nicht so orientiert sind, wie die Oocyten nebst entsprechenden Nährzellen in den definitiven Ovarialröhren orientiert sein sollen. GIARDINA findet viele Rosetten, die nicht so orientiert sind, in verschiedenen Degenerationsstadien, was auch ich beobachtet habe. In den definitiven Ovarialröhren sind die Oocyten und Nährzellen so orientiert, daß jeder Oocyt hinten liegt und die Gruppe der Nährzellen vorne, vor ihm gelagert ist. Die Nährzellen sind dabei so gelagert, daß sie drei oder mehr Reihen bilden, und gewöhnlich vier Nährzellen der vorderen Fläche des Oocyten direkt anliegen; mitunter befindet sich zwischen dem Oocyten und den Nährzellen eine provisorische sehr dünne epitheliale Scheidewand.

Eine für uns wichtige Beobachtung GIARDINAS besteht darin, daß zwischen den vier direkt dem Oocyten anliegenden Nährzellen und dem Oocyten eine kontinuierliche, cytoplasmatische Verbindung vorhanden ist. Diese vier Nährzellen entsprechen den vier »divisioni differenziali«, wobei, nach GIARDINA, bei den differenzierenden Teilungen immer in den Rosetten ein »residuo fusoriale« (Spindelfaserrest) erscheint, während bei den nicht differenzierenden (d. h. den Teilungen der künftigen Nährzellen) der Spindelrest nicht zu erscheinen scheint.

Der plasmatische Verbindungsstrang zwischen den Nährzellen und dem Oocyt hat nach GIARDINA »una struttura fibrillare evidentissima, quantunque sembri che le fibrille sono constituite da serie di minutissimi granule[1], e possede un aspetto da far credere che una corrente penetri della cellula nutrice nell'oocite,

[1] Von mir gesperrt.

con un leggero movimento[1] vorticoso ... Esistono perciò 4 coni diretti verso la vesicola germinativa, concorrendo in quella regione che, in oociti meno avanzati di quello designato nella Fig. 99, è occupata della massa di grasso«.

Ich habe diese Beobachtung von GIARDINA wörtlich angeführt, da sie sehr wichtig für uns erscheint und im allgemeinen richtig ist. GIARDINA hat aber die wahre Natur dieser wie ein Strom (corrente) von den Nährzellen gegen den Kern des Oocyten hineindringenden Masse nicht erkannt; er hat mitunter »serie di minutissimi granuli« gesehen, aber es war ihm die wichtige Tatsache unbekannt geblieben, daß es sich hier eben um ganze Reihen von Mitochondrien handelt, die im weiteren Entwicklungslauf des Eies zur Bildung des Dotters verwertet werden.

B. Technisches.

Zur Fixierung und Färbung des Chondrioms habe ich mich verschiedener Methoden bedient. Einen Teil der Eierstöcke habe ich in CHAMPYS Flüssigkeit (Archiv d'Anatomie microscopique. T. 1911—12), die aus 7 Teilen 1% Chromsäurelösung, 7 Teilen 3% Kaliumbichromat und 4 Teilen 2% Osmiumsäure besteht, fixiert und zwar 24 Stunden. Nach dem Fixieren habe ich, dem Verfahren CHAMPYS folgend, die kleinen Teile der Ovarien mit Destillierwasser abgewaschen und auf 24 Stunden in eine Mischung von: 1 Teil Acid. acet. pyrolignosum rectif. und 2 Teilen 1% Acid. chromic. hineingelegt. Dann, nach dem Abwaschen in Aqua destill. (1/2 Stunde), gab ich die Präparate zum Nachchromieren auf drei Tage in 3% Kali bichromat. Endlich waschen (24 Stunden) im fließenden Wasser und durch Alkohol und Xylol in Paraffin einbetten. Meine Schnitte (mit MINOTschem Mikrotom ausgeführt) waren 5 μ oder 4 μ dick; dünnere Schnitte waren unzweckmäßig.

Die so erhaltenen Schnitte habe ich sowohl mit der KULLschen Methode (Anatom. Anzeiger Nr. 5—6. Bd. XLV. 1913), wie auch mit dem HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin mit bestem Erfolge gefärbt, wobei die Mitochondrien in schönster Weise und elektiv gefärbt worden sind.

Die KULLsche Färbungsmethode kann ich auf das wärmste allen denjenigen empfehlen, die sich mit den Plastosomen beschäftigen. Sie hat große Vorteile; sie nimmt wenig Zeit in Anspruch, man bekommt in 10 Minuten das gefärbte Präparat, und bei einer gewissen Übung ist

[1] Von mir gesperrt.

sie vollkommen sicher und äußerst elektiv. Wie bekannt, besteht diese Methode darin, daß man: 1. zuerst die Präparate mit dem ALTMANNschen Säurefuchsin färbt und zwar beim Erwärmen bis zur Erscheinung der Dämpfe[1]; 2. man kühlt das Präparat ab (sehr wichtig!) und wäscht die Farbe mit Aqua destillata ab; 3. man färbt 1—2 Minuten in gesättigter wässeriger Lösung von Thionin oder Toluidinblau; 4. man spült das Präparat mit Aqua destillata ab und 5. man differenziert mit einer 0,5% Lösung von Aurantia in 70% Alkohol, 20—40 Sekunden. Endlich entwässert man das Präparat mit 96% Alkohol und schließt durch Alcohol absolutus und Xylol im Kanadabalsam ein.

Nun habe ich mich überzeugt, daß das Wichtigste ist, nicht zu lange das Präparat mit Aurantia zu differenzieren; 40 Sekunden ist jedenfalls viel zu lang; in meinen Fällen entfärbten sich während 40 Sekunden die Mitochondrien viel zu stark. Am besten ist es, nach dem Abspülen des Präparates (Objektträgers) mit Aqua destillata auf ein Ende des Objektträgers Aurantialösung zu gießen und, sobald nur die Lösung die ganze Schnittserie überdeckt, fast gleich abzugießen und mit 96% Alkohol zu entwässern. In den meisten Fällen genügte vollkommen die Differenzierung mit Aurantia während 10—20 Sekunden.

Mittels dieser Methode bekam ich wunderschöne Präparate, in welchen auf einem leicht orange-gelblichen Tone (Aurantia) des Plasmas die Mitochondrien als sehr intensiv gefärbte, karminrote Körnchen, Körnchenreihen oder Fädchen (Chrodriomiten) und die chromatischen Kernelemente als rötlich-violette (Thionin) Bildungen erschienen.

Präparate aus CHAMPYS Flüssigkeit ließen sich auch sehr gut mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin färben, wobei das Chondriom intensiv schwarz auf einem blassen Ton des Plasmas erscheint.

Viel schöner färben sich aber mit Eisenhämatoxylin diejenigen Präparate, die nicht in CHAMPYS Flüssigkeit, sondern in einer Mischung von 1 Teil 2% Osmiumsäure und 3 Teilen wässeriger konzentrierter Lösung von Sublimat (NaCl-Lösung) fixiert wurden, wobei die Präparate (kleine Stückchen) 5—6 Stunden in dieser Mischung verblieben und nach der Waschung im fließenden Wasser weiter behandelt worden sind, bis zum Überführen in Paraffin. Bei diesem Verfahren bekommt man gewöhnlich nicht eine tiefschwarze, sondern eine tiefviolette Fär-

---

[1] Mitunter ist es sehr nützlich nach meinen Erfahrungen, das Präparat etwas abkühlen zu lassen und bald zum zweitenmal zu erwärmen, bis zur Erscheinung der Dämpfe.

bung des Chondrioms auf einem ganz blassen Plasmaton, was die Präparate besonders schön und elektiv macht (vgl. die Taf. XV, Fig. 13).

Endlich habe ich die Präparate mit der Kopschschen Methode unter Modifikation, die von meinem Schüler und Assistenten, dem Herrn Doc. Dr. R. Weigl angegeben worden ist, behandelt und zwar zum Zwecke des Färbens des »Aparato reticolare« von Golgi oder wie wir ihn nennen (Nusbaum, Weigl und die Mitarbeiter des hiesigen Zoologischen Institutes), des »Golgi-Kopschschen Apparates«. Ich habe nämlich ganze Ovarien mitsamt den sie umgebenden Teilen des Fettkörpers zuerst in einer Mischung von 2% Acid. osmicum und Sublim. concetrat. (in Wasser mit NaCl) im Verhältnis 1:3 zwei Stunden lang fixiert und nach dem Abwaschen im Wasser in 2% Lösung von Acidum osmicum während 10 Tagen im Thermostat bei konstanter Temperatur + 23° C. gehalten. Nach einem kurzen Abwaschen in Aqua destillata wurden die Präparate durch Alkohol und Xylol in Paraffin übergeführt und eingebettet.

An solchen Präparaten habe ich an Schnitten nicht nur die Golgi-Kopschschen Apparate, sondern auch Mitochondrien (Lipoide—Osmiumsäure!) und Fetttropfen auf blassem Plasmaton intensiv geschwärzt erhalten. An Schnitten, die einige Tage in Terpentin (bei Lichteinwirkung) verblieben, war das Fett zum größten Teil verschwunden. An solchen Schnitten treten besonders schön die Mitochondrien hervor, und zwar, wie ich meine, deshalb, weil sie etwas aufgequollen sind und daß die nebeneinander liegenden Körnchen oder Fädchen leicht zu längeren Einheiten zusammenschmelzen.

C. Das Chondriom in den Oogonien und in den Rosetten.

Schon in den jüngsten Oogonien sieht man die Chondriomelemente als winzige Körnchen oder kleine, sehr kurze Fädchen im ganzen Plasma zerstreut, aber rings um einen besonderen Körper an einem Pole des Kernes besonders zahlreich angehäuft, wie auch zwischen den feinen Plasmafasern gelegen, die strahlenartig von diesem Körper ausgehen und gegen die Peripherie der Zelle verlaufen. Der obenerwähnte Körper tritt als eine dichte Plasmaanhäufung hervor, von kugeliger oder kugelig abgeplatteter Gestalt, manchmal aber wie eine Kappe, die dem Kerne anliegt. Er tingiert sich rötlich bei der Kullschen Methode, nimmt eine graue Farbe bei der Kopschschen und eine leicht violette nach Eisenhämatoxylinfärbung an. An Präparaten, die mit gewöhnlichen Methoden fixiert und mit Safranin und Lichtgrün gefärbt worden sind, tingiert er sich ziemlich stark grün; in allen diesen Fällen ist er

ziemlich deutlich vom benachbarten Plasma abgegrenzt. Diesen Körper hat auch Giardina gesehen und an vielen Figuren abgebildet; er betrachtet denselben für Spindelrestkörper (»residuo fusoriale«), gibt aber keine Beweise dafür, daß dieser Körper ausschließlich als ein Rest der Spindel übrigbleibt. Ich bin eher der Meinung, daß dieser Körper uns ein Idiozom und zwar einen sich vom Centrosom abtrennenden verdichteten Teil der cytoplasmatischen Substanz darstellt, die zuerst das Centrosom als »Sphäre«, »Centrosomhülle«, »Archoplasma« umgibt. Erst sekundär, bei der Zellteilung, gesellt sich diesem Idiozom auch ein Spindelrestkörper an, der die Masse desselben vergrößert. Nicht nur aus meinen eigenen Präparaten scheint dies zur Genüge hervorzugehen, vielmehr auch aus manchen Abbildungen, die uns Giardina selbst gibt, wo dieser Körper rings um einen Pol der Spindelfigur liegt, wo Plasmastrahlungen auslaufen und wo das Centrosom seine gewöhnliche Lage hat. Ich habe zwei Figuren (Fig. 44 und 43b) aus der Arbeit von Giardina reproduziert (meine Taf. XVI, Fig. 16 und 17) und zwar zwei Rosettenstadien, um zu beweisen, daß auch auf seinen Abbildungen die Lage des erwähnten Körpers dem Idiozom entspricht und daß das Körnchen, aus welchem die Plasmafasern ausstrahlen, der Lage eines der Centrosomen entspricht. Äußerst überzeugende Bilder sehen wir auch in meiner Taf. XIII, Fig. 1. Rechts oben und unten sehen wir hier zwei sich teilende Oogonien; die kolossalen Kerne sind schon rekonstruiert, aber die Spindelfasern gehen noch von einer Zelle in die andre hinüber, und an den Polen der Spindelfigur finden wir große, rötlich gefärbte, kugelige Plasmaanhäufungen und eine schöne Ausstrahlung von feinen Plasmafasern; die Plasmaanhäufungen entsprechen genau den »Centrosomhüllen« oder »Sphären« (Archoplasma«). An den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten fand ich im Centrum einer jeden Plasmaanhäufung ein kleines helles Feld mit einem Centrosomakorn in der Mitte, was ich auch mitunter an Präparaten gesehen habe, die mit der Kopsch-Weiglschen Methode behandelt worden sind, wie wir es in Taf. XVI, Fig. 21 sehen; die feinen Plasmastrahlungen kann man hier bis zum hellen centralen Feld verfolgen, welches das Centrosomkorn umgibt. Auch aus der Arbeit von Günthert (13) geht hervor, daß die erwähnten Plasmaanhäufungen zuerst rings um das Centralkörperchen liegen (vgl. Fig. 13, 21, 24 u. a. in der Arbeit Günthers) und erst später frei werden, wobei sie bei der Zellteilung mit dem Spindelrestkörper ein Ganzes bilden. In allen meinen Präparaten dieses Stadiums sah ich im Cytoplasma der Oogonien das Chondriom zerstreut, welches, wie erwähnt, besonders

dicht das Idiozom umgibt und auch überall zwischen den faserigen Plasmastrahlungen zu sehen ist.

Ich lege einen besonderen Nachdruck auf die Tatsache, daß die faserigen Plasmastrahlungen ganz und gar unabhängig von dem Chondriom sind und daß das letztere nur, sozusagen passiv, an der entsprechenden Stelle eine radiäre Anordnung annimmt, indem die Elemente desselben auch zwischen den benachbarten, strahligen Plasmafasern zu liegen kommen, wobei Reihen von Mitochondrien entstehen, deren lange Achsen denjenigen der Plasmafasern entsprechen, wie es besonders deutlich in Taf. XIII, Fig. 1 (rechts oben und unten) zu sehen ist; zwischen den Spindelfasern, die von einer Zelle zur andern verlaufen, sieht man gewöhnlich keine Mitochondrien; es färbt sich aber mit der Kullschen Methode intensiv karminrot eine Reihe von Körnchen im Spindelrest an der Grenze zwischen den sich teilenden Zellen (Centralspindelkörperchen). An Präparaten, die mit der Kullschen Methode behandelt worden sind, sieht man schon in sehr jungen Oogonien besondere Flecke, die sich viel intensiver als das Idiozom rot färben, von kugeliger oder etwas langgestreckter Form sind und zwischen oder neben der Substanz des Idiozoms zu liegen kommen, wie wir es in Taf. XIII, Fig. 1 finden. Rechts oben sehen wir hier in den sich teilenden Zellen je drei solche intensiv gefärbte Flecke; in derselben Figur links unten sieht man an den Polen der benachbarten Zellen zwischen dem Chondriom auch einige solche größere Flecken liegen. Manchmal liegen solche Bildungen in einer gewissen, größeren oder kleineren Entfernung vom Idiozom. Endlich finden wir auch schon in älteren Oogonien einige wenige Fettkügelchen in der Nähe desselben Poles. Was sind die obenerwähnten Flecke? Darauf gibt uns eine Antwort die Analyse der Präparate, die nach der Kopschschen Methode angefertigt worden sind.

Und zwar, wie wir es in Taf. XVI, Fig. 21 erblicken, liegen hier in der Nähe des Idiozoms unregelmäßig sphärische oder etwas lang gestreckte, oft bogenförmige Bildungen, die sich mit Osmiumsäure, gleich dem Chondriom, tingieren und zwar so, daß peripherisch eine tiefschwarze Rinde hervortritt, in der Mitte aber eine sich viel schwächer färbende und wahrscheinlich weniger verdickte Substanz zum Vorschein kommt. Solche Bildungen sehen wir auch in Taf. XVI, Fig. 15. Ich bin der Meinung, daß diese Bildungen ohne Zweifel den Elementen des Golgi-Kopschschen Apparates entsprechen. Zwei wichtige Tatsachen sprechen für die Richtigkeit dieser Auffassung. Erstens erinnern wir uns, daß auch in den somatischen Zellen der Insekten, nach den

Untersuchungen meiner Schülerin Fräulein Z. Kulikowska (17, 1911), z. B. in den Ganglienzellen, die Elemente des Apparates sehr oft in einer ganz ähnlichen Form auftreten, nämlich als verdickte kurze Fädchen, geradegestreckt oder bogenförmig. Zweitens habe ich im Follikelepithel (vgl. die Taf. XVI, Fig. 19) mit der Kopschschen Methode ähnliche Gebilde, wie in den Oogonien gefunden; sie liegen oberhalb des Kernes, weisen also eine Lage auf, die vollkommen derjenigen des Golgi-Kopschschen Apparates im Zylinderepithel überhaupt entspricht.

Wenn infolge einer »differenzierenden Teilung« die Oogonien sich endlich in eine Anzahl von Nährzellen und in einen Oocyten (welche mit dem letzteren in Gestalt einer Rosette verbunden bleiben) teilen, geht der meist größte Teil der Idiozomsubstanz und samt dieser letzteren auch der weit größte Teil der Elemente des Apparates eben in das Plasma des Oocyten hinüber, indem alle diese Teile, wie auch das Chondriom, sich hauptsächlich oder sogar ausschließlich an demjenigen Pol neben dem Keimbläschen anhäufen, welcher gegen die Nährzellen gerichtet ist. Eine solche Lage der Apparatelemente in dem Oocyten sehen wir z. B. in Taf. XVI, Fig. 15.

Wir haben schon gesagt, daß in den jüngsten Oogonien das Chondriom bereits vorhanden ist und daß es hauptsächlich an demjenigen Pol neben dem Kern angehäuft ist, wo das Idiozom sich befindet. Wie es schon aus den erwähnten Untersuchungen von Giardina bekannt ist, teilen sich die ausgewachsenen Oogonien viermal nacheinander so, daß 15 Nährzellen vermittels ihrer Stiele mit dem Oocyten rosettenartig verbunden sind, wobei diejenigen Pole der Nährzellen, wo noch Reste der Idiozomen vorhanden sind (Taf. XVI, Fig. 16, 18) oder wo die Idiozome früher ihre Lage hatten, eben gegen den Stiel der Zelle, also gegen den Oocyten gerichtet sind. An diesem Pol liegt aber, wie wir schon oben gesehen haben, die größte Anhäufung von Mitochondrien. Und nun ist es äußerst interessant, daß während aller vier nacheinander folgenden Teilungen die plasmatische Idiozomsubstanz von den Nährzellen durch die Stiele dem Oocyten zufließt, wo sie allmählich unsichtbar wird, aber noch interessanter erscheint mir die Tatsache, daß *das Chondriom etwa wie zierliche Ströme aus parallelen Reihen von Mitochondrien bestehend, ebenfalls dem Oocyten zufließt und sich in nächster Nachbarschaft des Kernes an dem den Nährzellen zugekehrten Pole anhäuft.* Das Eindringen des verdichteten Plasmas des Idiozoms von den Nährzellen in den Oocyten sieht man in Taf. XVI, Fig. 15, 16, 18. In Fig 15 und 18

sieht man neben der grau gefärbten in die Stiele eindringenden Substanz der Idiozomen auch ganze Reihen von schwarz gefärbten Mitochondrien, die von den Nährzellen ebenfalls dem Oocyten durch die Stiele zufließen, aber die schönsten Bilder dieser Mitochondrienwanderung fand ich an den mit der KULLschen Methode angefertigten Präparaten. Im Vierzellenstadium und besonders im Achtzellenstadium der Rosette bekommen wir die prächtigsten Bilder, da zu dieser Zeit der Übergang der in den Nährzellen gebildeten Mitochondrien, vermittels der Stiele, in die mit denselben verbundene Eizelle den Höhepunkt erreicht.

Wir haben dieses wunderschöne Bild in Taf. XIV, Fig. 8 dargestellt; man sieht hier, sozusagen, in flagranti die Tätigkeit der Nährzellen als Mitochondrienbildner oder, noch kräftiger gesagt, als Mitochondrienlieferanten. Man sieht hier sieben Nährzellen mit der Eizelle (Oocyt) verbunden und zwar so, daß jede Nährzelle sich gegen diese letztere in einen dicken Stiel verlängert und alle diese Stiele vereinigen sich in einen gemeinschaftlichen basalen, viel dickeren Stiel, der schon direkt in die Eizelle übergeht. Dieses Stadium entspricht den Abbildungen Fig. 38, 39, besonders aber 57—60 in der Arbeit von GIARDINA. Und nun sehen wir hier, daß in jeder Nährzelle die wie kurze, feine Fädchen aussehenden Mitochondrien schon hauptsächlich am unteren, gegen die Eizelle gerichteten Pol direkt unterhalb des Kernes angehäuft sind und von hier an in Gestalt von zierlichen, aus einzelnen Elementen bestehenden Reihen gegen den Stiel der entsprechenden Zelle und dann weiter durch den gemeinschaftlichen Stiel gegen den oberen Pol der Eizelle ihren Weg einschlagen, so daß das Ganze ein Bild etwa von kräftigen Mitochondrienströmen, die der Eizelle zufließen, darstellt. In dem basalen gemeinschaftlichen Stiel kann man, an einer Schnittserie, die einzelnen Ströme unterscheiden, die den entsprechenden Nährzellen angehören. Es ist auch interessant, daß in den Stielen der einzelnen Nährzellen noch ungefärbte parallele zarte Fasern als Reste der Spindelfasern zu sehen sind und die Mitochondrienreihen zwischen diesen Fasern verlaufen, so daß die Plasmafasern in gewissem Sinne die Anordnung der Mitochondrienreihen bedingen. Nachdem fast die ganze Masse des Chondrioms der Nährzellen der Eizelle geliefert worden ist, so daß im Plasma der ersteren nur verhältnismäßig sehr wenige Mitochondrien geblieben sind, erscheint gewissermaßen eine kurze Ruheperiode in der Lieferung des Chondrioms seitens der Nährzellen. Im Sechzehnzellenstadium sind, gemäß dem Obengesagten, nur sehr schwach ausgebildete Mitochondrienströme zu

sehen, da sich ein neues Chondriommaterial in den Nährzellen noch nicht in genügender Quantität ausgebildet hat.

D. Das Chondriom in den jungen Eikammeranlagen.

Bei dem Übergang der Rosetten in die in den Eikammern der Eiröhren angeordneten Oocyten samt Nährzellen scheint immer eine gewisse Anzahl von den 15 Nährzellen der Rosette (Sechzehnzellenstadium) zugrunde zu gehen, weil die Zahl der Nährzellen in den Eikammern oft weniger als 15 auszumachen scheint. Nun habe ich mich überzeugt, auf Grund von Durchmusterung vieler Präparate, daß in erster Linie diejenigen Nährzellen der Rosetten zugrunde gehen, die ihr ganzes Chondriommaterial der Eizelle abgegeben und somit ihre wichtigste Rolle abgespielt haben. In diesen chondriomleeren Zellen sieht man verschiedene Bilder einer Degeneration, eine Schrumpfung der Kerne und eine Vakuolisation des Cytoplasmas. Sobald aber die Rosetten sich endlich entsprechend orientiert und sich zu jungen Eikammern verwandelt haben, die aus dem Oocyten und gewöhnlich aus drei Reihen von Nährzellen, von welchen die hintersten, größten der vordersten Fläche des Oocyten direkt anliegen, wie auch aus dem umgebenden Follikelepithel bestehen, sobald sich also, ich wiederhole, solche junge Eikammeranlagen differenziert haben, erblickt man wieder eine äußerst lebhafte Produktion des Chondrioms in den Nährzellen und eine Abgabe desselben an das Ei. In diesem Stadium sind aber keine Stiele vorhanden; die hintersten, größten Nährzellen liegen direkt der vorderen Fläche des Oocyten an und eine Scheidewand (Zellmembran) tritt zwischen den ersteren und dem letzteren auf. Die mehr vorderen, kleineren Nährzellen der jungen Eikammer liegen gleicherweise direkt den vorderen Flächen der hinteren, größeren Nährzellen an und überall sieht man deutliche Zellgrenzen. In diesem Stadium ergießt sich, sozusagen, das Chondriom der Nährzellen in das Cytoplasma des Oocyten durch eine besondere Öffnung in der Zellmembran, die schon von Giardina richtig gesehen und abgebildet worden ist, und gleicherweise ergießt sich auch das Chondriom der mehr vorderen Nährzellen in das Plama der hinteren durch je eine Öffnung in der Zellmembran, was Giardina nicht beobachtet hat. Das ganze Chondriom der Nährzellen wird also endlich dem Oocyten direkt oder indirekt abgegeben, wo es sich mit dem endogenen, d. h. im Ooplasma selbst gebildeten Chondriom vermischt. Alle diese äußerst interessanten Prozesse haben wir in den Taf. XIV, Fig. 7, 9, Taf. XIII, Fig. 4, 5, 6, Taf. XV, Fig. 13 dargestellt.

Zuerst betrachten wir die Taf. XIV, Fig. 7 und 9. In Fig. 7 sehen wir ein vermittels der Kullschen Methode gefärbtes (in Champys Flüssigkeit fixiertes) Präparat und zwar eine Eizelle (nicht im Ganzen abgebildet) mit den zwei direkt ihr anliegenden, d. h. hintersten Nährzellen. Die großen Kerne der beiden Nährzellen sind vorne abgerundet, hinten aber, in der Richtung gegen die Eizelle, etwas ausgezogen und abgespitzt, was wohl darauf hinweist, daß die hier in der lebenden Zelle vorhandenen starken Ströme auf den weichen bläschenförmigen Kern einen Druck ausgeübt haben. Die Verteilung der Chondriomelemente im Plasma der Nährzelle ist eine durchaus interessante.

Eine gewisse Anzahl von Chondriosomelementen sehen wir in dem ganzen Plasma zerstreut, aber in größerer Quantität sind sie rings um den großen Kern gelagert, wo sie eine Schicht bilden, welche vorn und seitlich dünn ist, hinterwärts aber dicker wird, um endlich an dem gegen die Kommunikationsöffnung zwischen der Nährzelle und Eizelle gerichteten Pol eine mächtige Ansammlung von Mitochondrien zu bilden, die nach hinten wie ein starker Strom durch die genannte Öffnung in das Ooplasma gelangt. Die Mitochondrien bilden in diesem Strome sehr lange Reihen von kurzen Fädchen, in der Mitte des Stromes sind sie am dichtesten angehäuft, peripherisch etwas lockerer. Es ist auch interessant, daß dem hintersten Abschnitte des Stromes auch vom Plasma aus Reihen von Mitochondrien sich gesellen und alles fließt durch die Kommunikationsöffnung dem Ooplasma hinzu. Nachdem der Strom die Öffnung passiert hat, verbreitet er sich strahlenartig im Ooplasma, wobei Durchkreuzungen von Mitochondrienreihen zu beobachten sind, die von verschiedenen Nährzellen in das Ooplasma gelangen, um am vorderen Eipol, direkt neben dem Kern eine große Chondriomansammlung zu bilden. In derselben sehen wir in Taf. XIV, Fig. 7 (auch in Taf. XIV, Fig. 9) ovoide oder rundliche, größere Körper, die sich hier, bei der Anwendung der Kullschen Methode, nicht karminrot, sondern etwas mehr ziegelrot färben, wodurch sie sehr distinkt in der Chondriommasse hervortreten. Diese Plasmamassen sind, wie uns die mit andern Methoden (Kopsch) erhaltenen Präparate überzeugen, teilweise Reste des Idiozoms, teilweise vielleicht auch Überreste des Golgi-Kopschschen Apparates, dessen Elemente dem Idiozom anliegen, wie wir es schon oben gesehen haben.

Was die erwähnte Kommunikationsöffnung anbelangt, so war dieselbe schon von Giardina beschrieben und abgebildet. Die ganze Scheidenmembran zwischen den Nährzellen und der Eizelle färbt sich karminrot mit der Kullschen Methode, aber rings um die Öffnung

treten ziemlich dicke fädchenartige Körperchen hervor, die, in einer dichten Reihe nebeneinander angeordnet, einen die Öffnung begrenzenden Ring bilden. In Taf. XIV, Fig. 7 sehen wir jederseits an der Öffnung diese Körperchen; an mehr flächenartig ausgefallenen oder sehr dicken Schnitten sieht man ganz deutlich, daß es sich hier um eine Reihe von dicht nebeneinander gelagerten Körperchen handelt. Ganz ähnliche Öffnungen und Ringe habe ich zwischen den mehr vorderen und mehr hinteren aneinander grenzenden Nährzellen beobachtet, wie wir es in Taf. XIII, Fig. 4 erblicken, wo die Ringe ebenfalls aus einer Reihe von erwähnten Körperchen bestehen. Solche Ringe hat schon GIARDINA richtig beobachtet und abgebildet; er nennt sie »annello cromatico«, weil die Körperchen sich mit Safranin färben. »Visto con piu forte ingrandimento — sagt der Verfasser — annello cromatico si mostra constituito da une serie di granuli cromatici, come è designato nella Fig. 83. Questo curioso annello molto verosimilimente è formato a spese di granuli cromatici del nucleo della cellula nutrice[1] ...« Was diese Deutung der Genese des Ringes anbelangt, so kann ich nicht dem italienischen Forscher beistimmen. Nicht absolut spricht dafür, daß die Elemente des Ringes dem Chromatin des Kernes der Nährzellen ihre Entstehung verdanken sollen. Ich bin eher der Meinung, daß die Elemente des Ringes differenzierte Bildungen des Chondrioms selbst darstellen, und zwar: 1. deshalb, weil sie sich mit denselben Mitteln und auf ähnliche Weise färben lassen, wie das Chondriom selbst, z. B. karminrot mit der KULLschen Methode, oder schwärzlich oder tiefviolett mit dem HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylin; 2. weil sie eine dem Chondriom ähnliche Form aufweisen, und zwar als kleine, sehr kurze Fädchen hervortreten. In etwas jüngeren Stadien sehen wir an der Grenze zwischen den Nährzellen und der Eizelle oder zwischen den mehr vorderen und hinteren Nährzellen, an Schnitten, eine Reihe von Körnchen (karminrot gefärbt nach KULLs Methode), wie wir es in Fig. 9 erblicken; die Öffnung bildet sich erst etwas später, sekundär aus, wahrscheinlich infolge des Druckes seitens des Chondriomstromes, und wir können annehmen, daß ein Durchbruch in der Scheidewand entsteht, wobei aus der Verdichtung der die Öffnung direkt umgebenden Körnchen die Bildung eines Ringes erfolgt. Sei es, wie es sei, für uns ist die Tatsache wichtig, daß in das Cytoplasma des Eies kolossale Ströme des Chondrioms aus den Nährzellen hineindringen.

Ein ähnliches Bild wie in Taf. XIV, Fig. 7 sehen wir auch in Taf. XIV,

[1] Von mir gesperrt.

Fig. 9. Hier aber, wie schon erwähnt, sind noch keine großen Öffnungen an der Grenze zwischen Nährzellen und Eizelle sichtbar und wir müssen annehmen, daß hier die feinen Chondriomreihen die Grenzmembran einfach durchpassieren; da diese Membran aus feinen Körnchen gebaut ist, können wir annehmen, daß die Chondriomreihen in Lücken zwischen diesen Körnchen ihren Weg finden, bis endlich eine größere einheitliche Öffnung entsteht und ein Teil der erwähnten Körnchen eine ringartige Umgrenzung dieser Öffnung bildet. Auch in Taf. XIV, Fig. 9 erblicken wir die charakteristische Zuspitzung der Kerne der Nährzellen am hinteren Pol. In Taf. XIV, Fig. 9 sehen wir außerdem, daß von einer der mehr vorderen Nährzellen ein ähnlicher, aber natürlich etwas kleinerer Mitochondrienstrom ausfließt und in eine hinter ihr folgende, größere Nährzelle hineindringt. In dieser Abbildung sehen wir auch einige größere und kleinere Fetttropfen, die sich durch die Osmiumsäure tiefschwarz tingiert haben; sie liegen bis jetzt an demjenigen vorderen Pol des Eies, in direkter Nachbarschaft des Kernes, wo sich auch das Chondriom hauptsächlich ansammelt.

In Taf. XIII, Fig. 4, 5 und 6 finden wir (bei schwächerer Vergrößerung) dieselben Verhältnisse. Fig. 4 ist besonders interessant, da hier in demselben Präparate vier Chondriomströme zu sehen sind: zwei dünnere, die von den vorderen zu den hinteren Nährzellen verlaufen, und zwei dickere und ansehnlichere, die von den hinteren Nährzellen ausgehen und in das Ei hineindringen. Zwischen dem Paar vorderer und hinterer Nährzellen sieht man in der Grenzmembran zwei Penetrationsöffnungen. Es ist interessant, daß auch im Plasma der vorderen Nährzellen hier und da Reihen von Mitochondrien zu sehen sind, die gegen die Penetrationsöffnung gerichtet, dem Hauptstrom sich gesellen. Es ist dies ein höchst interessantes Bild; man möchte sagen, daß die Natur im Momente ihrer feinsten biologischen Tätigkeit sich an diesen Präparaten unsern Augen darstellt. In den beiden vorderen Nährzellen (Taf. XIII, Fig. 4) sieht man schon am vorderen Pole beider Zellen sehr wenige Mitochondrien; fast alles Material ist hier nach dem hinteren Pol überwandert, indem die Ströme rings um den Kern von vorne nach hinten zufließen. In den beiden hinteren Nährzellen sammelt sich das Chondriommaterial der vorderen Nährzellen in reicher Menge zuerst am vorderen Kernpol an, um von hier an, samt dem von den hinteren Nährzellen selbst abstammenden Chondriom den Kern dieser Nährzellen zu umgeben und dann als Hauptströme in die Eizelle einzudringen. Ähnliche, schöne Bilder zeigt auch Taf. XV, Fig. 13 (Eisenhämatoxylinfärbung).

E. Weiteres Verhalten des Chondrioms im jungen Ei.

Nachdem die Nährzellen ihr Chondriom der Eizelle abgegeben haben, verschwinden die Kommunikationsöffnungen und die aktive Rolle der ersteren kommt damit zu Ende. Die Nährzellen zeigen von nun an Bilder einer allmählichen Degeneration, was auch dadurch bedingt wird, daß die Eizelle bedeutend wächst und einen Druck auf die Nährzellen ausübt. Ich bin der Meinung, daß die Abgabe des Chondrioms, eines so überaus wichtigen morphologischen Bestandteils des Protoplasmas vielleicht eben eine der Ursachen dieser allmählichen Involution der Nährzellen ist.

Nach der Übergabe des Chondrioms an das Ei seitens der Nährzellen besitzt das Ooplasma zwei Chondriomarten, die wir als eigenes — endogenes oder autochthones — und ein fremdes — exogenes oder alloiochthones — Chondriom bezeichnen möchten. Es ist aber unmöglich, mit unsern Methoden die beiden Chondriomarten voneinander zu unterscheiden, da sie wirklich in keiner Weise strukturell differieren und als Körnchen, Körnchenreihen, kurze Fädchen und längere Fädchen erscheinen, mit verschiedensten Übergängen von einer Form zur andern. Nur topographisch sind die beiden Chondriomarten teilweise abgegrenzt, indem das autochthone Chondriom im ganzen Ooplasma zerstreut, das alloiochthone aber anfangs hauptsächlich (nicht ausschließlich) rings um den Kern angehäuft liegt, wo es eine ziemlich dicke Schicht bildet, die wir perinukleäre Chondriomschicht nennen werden. Diese perinukleäre Chondriomschicht bildet sich in der Weise, daß anfangs nur am vorderen Eipol neben dem Eikern eine Ansammlung von Chondriomelementen zum Vorschein kommt, die von den Nährzellen abstammen, bald aber umgibt diese Schicht den Kern auch seitlich und hinten, so daß sie eine überall gleichdicke perinukleäre Schicht bildet. Diese verschiedenen Stadien ihrer Bildung sehen wir in Taf. XIV, Fig. 7, 9; Taf. XIII, 4, 5, 6 und 3; in dieser letzteren Figur ist diese Schicht bereits überall gleichdick, während in Fig. 7 und 9 erst die ersten Anfänge ihrer Bildung am hinteren Kernpol zu sehen sind. Bald beginnt aber ein interessantes Stadium einer centrifugalen Wanderung der Elemente dieser Schicht.

Schon in früheren Stadien, wie wir es in Taf. XV, Fig. 13 und besonders in Taf. XIV, Fig. 7 sehen, entspringen von der perinukleären Schicht Reihen von Mitochondrien, einzeln oder zu kleinen Bündeln verbunden und gegen die Eiperipherie gerichtet; sie sehen wie kleine

Zapfen aus, aus Reihen von Mitochondrien bestehend. Eine Anzahl solcher Chondriomreihen entspringt fächerartig schon direkt vom Hauptstrom, der von der Nährzelle in die Eizelle führt, wie dies schön in Taf. XIV, Fig. 7 und 9, wie auch in Taf. XV, Fig. 13 zu sehen ist. Diese Mitochondrienreihen, oder, wie wir sagen können, Mitochondrienstrahlen zerfallen bald in ihre Bestandteile, in einzelne fädchenförmige oder körnchenartige Elemente, die sich im Ooplasma zerstreuen.

Bald beginnt ein ähnlicher Prozeß überall rings um den Kern sich zu vollziehen; es erscheinen an der ganzen Peripherie der perinukleären Schicht Züge von Chondriomreihen, die in das Ooplasma centrifugal ausstrahlen, wie wir dies sehr schön in Fig. 10 erblicken; man sieht dasselbe auch in Taf. XV, Fig. 12. In dem Maße, als diese Chondriomreihenstrahlen peripherwärts in ihre Bestandteile zerfallen, die sich gleichmäßig im Ooplasma verteilen, wird allmählich die perinukleäre Schicht verbraucht und verschwindet endlich vollkommen.

Bald aber, ohne jede bestimmte zeitliche Grenze, beginnt ein neues Stadium — und zwar folgt eine Verdichtung des Chondriommaterials an der Eiperipherie, eine Bildung einer peripheren Chondriomschicht. Wir sehen dieselbe in Taf. XV, Fig. 11 (*p*), wo an der Eiperipherie direkt unter dem Follikelepithel eine Verdichtung des Chondriommaterials zustande kommt.

Sehr früh läßt sich eine gewisse Differenz erblicken zwischen dem Chondriom der peripheren Schicht und demjenigen, welches im übrigen Teile des Ooplasmas zerstreut ist. Und zwar sieht man im ersteren in weit überwiegender Anzahl kurze Körnchenketten und einzelne Körnchen, während im letzteren zum größten Teil Fädchen und teilweise auch Körnchenketten hervortreten. Je größer das Ei, desto deutlicher diese Differenz, wobei die einzelnen Körnchen der peripheren Schicht etwas an Größe zuzunehmen beginnen. Diese Differenz läßt sich besonders in Taf. XV, Fig. 11 beobachten. Auch die Taf. XVI, Fig. 20, welche ein nach Kopschscher Methode (s. oben) erhaltenes Präparat darstellt, ist in dieser Hinsicht besonders interessant. Wir sehen hier einen Teil des Ooplasmas samt einer Schicht von Follikelepithel. Während im tieferen Abschnitte des Ooplasmas hier besonders lange, gerade oder gebogene und wellenförmig verlaufende Fädchen, wie auch Fädchen- und Körnchenkettchen hervortreten, unter welchen hier und da je drei von einem gemeinsamen Punkte auslaufen, sieht man im Gegenteil in der peripherischen Chondriomschicht größtenteils schon bloß einzelne Körnchen oder kürzere und mehr lockere Körnchenkettchen; die Fädchen treten hier aber in überaus kleiner Anzahl auf und sind im

allgemeinen viel kürzer. In manchen Körnchenkettchen der peripheren Schicht sind die einzelnen Körnchen so weit voneinander entfernt, daß man hier schon von zerfallenden Körnchenkettchen sprechen kann.

In dem Maße als einzelne Körnchen oder Körnchenkettchen des Chondrioms sich in größerer Anzahl in der peripheren Schicht anhäufen, unterliegen sie zweifachen Veränderungen und zwar: 1. sie wachsen, indem sie zu ansehnlichen Kügelchen werden; 2. sie verlieren allmählich die Fähigkeit, sich mit denjenigen Färbungsmitteln zu tingieren, welche das unveränderte Chondriom färben. Die wachsenden Körnchen und Kügelchen verwandeln sich direkt zu Dotterkügelchen, welche durch das weitere Wachstum die großen Dotterkugeln bilden. Der Übergang von den Chondriomkörnchen zu den Dotterkügelchen ist ein so allmählicher und gradueller, daß es absolut keinem Zweifel unterliegen kann, daß wir es hier mit einer direkten Verwandlung der Chondriomelemente in Dotterelemente zu tun haben. Was die Färbung anbelangt, so tingieren sich die etwa doppelt so groß gewordenen Chondriomelemente ganz ebenso intensiv wie die normalen, unveränderten; wenn sie aber noch größer werden, beginnt schon die Mitte des Körnchens sich schwächer zu färben, während die kortikale Partie ihre Färbungsfähigkeit noch behält. Mit der KULLschen Methode erhalten wir Kügelchen, die peripherisch intensiv karminrot, in der Mitte schwach rötlich gefärbt sind, wie wir dies in Taf. XIII, Fig. 2 sehen. In noch größeren Dotterkügelchen färbt sich auch schon die kortikale Substanz nicht mehr. Der Übergang von Chondriomelementen in die des Dotters ist ein so gradueller, daß hier und da in der peripheren Chondriomschicht noch lockere Chondriomkettchen vorhanden sind, deren Körnchen schon viel größer als die unveränderten sind und sogar auch schon in ihrer Färbungsfähigkeit in der oben beschriebenen Art und Weise verändert erscheinen. Die Dotterbildung schreitet im Ei in centripetaler Richtung fort; sie beginnt, wie wir gesehen haben, in der peripheren Chondriomschicht, sehr bald aber erscheinen die Dotterelemente in mehr centralen Partien des Ooplasmas, wo sie auf dieselbe Weise *in situ* durch direkte Umbildung der Chondriomelemente entstehen. Es ist aber besonders wichtig, daß überall, wo das Chondriom sich in den Dotter verwandelt, ein Teil des ersteren in unveränderter Gestalt als Körnchen und winzige Fädchen übrigbleibt, im Grundplasma eingebettet. Im vollständig entwickelten Ei, welches eine kolossale Menge von Dotterschollen enthält, findet sich überall zwischen diesen Schollen, besonders aber um den central gelegenen Kern und

an der Peripherie angehäuft ein unverändertes Protoplasma, welches eine Anzahl von unveränderten Chondriomelementen enthält, die dann in Gewebe des sich entwickelnden Embryo übergehen.

F. Fettbildung.

Außer den Dotterkugeln finden wir im Grundplasma des Eies Fettkugeln eingebettet. Das Fett erscheint sehr früh, viel früher als die Dotterelemente. Schon im Stadium, welches als Übergang von der Rosette zu jungen Eikammerstadien bezeichnet werden kann, bemerkt man am vorderen Eipol direkt neben dem Kern einige ziemlich ansehnliche Fetttropfen. In einem etwas älteren Stadium, wenn die Mitochondrienströme (die von den Nährzellen zu der Eizelle führen) schon sehr kräftig entwickelt sind, finden wir eine Anzahl größerer und kleiner Fettkugeln an dem vorderen Eipol, in direkter Nachbarschaft des Kernes, wie es in Taf. XIV, Fig. 9 zu sehen ist; das Präparat wurde in Champys Flüssigkeit fixiert; es schwärzten sich deshalb durch Osmiumsäure die Fettkugeln. Beim längeren Verbleiben des Präparates in Terpentin unter dem Einflusse der Sonne verschwinden diese letzteren. Das weitere topographische Verhalten des Fettes erinnert an dasjenige des Chondrioms, exogenen Ursprunges. Und zwar in dem Maße, als dieses Chondriom, vom vorderen Eipol beginnend, den Kern von allen Seiten umgibt, verteilen sich auch die Fettkugeln in der ganzen perinukleären Chondriomschicht (vgl. die Taf. XIII, Fig. 4, 5, 6 und auch die Taf. XVI, Fig. 14, die mit der Kopschschen Methode[1] erhalten worden ist, wobei aber das Chondriom sich nicht mitgefärbt hat, das Fett dagegen in großer Üppigkeit zum Vorschein kam).

Sobald die Ausstrahlung des Chondrioms in der Richtung von der perinukleären Schicht gegen die Eiperipherie beginnt, werden auch die Fettkugeln mitgerissen, wie dies in Taf. XV, Fig. 10 zu sehen ist, und verteilen sich im ganzen Ooplasma.

Über die Entstehung des Fettes im Ei kann ich nicht so sichere und unzweideutige Tatsachen mitteilen, wie in bezug auf die Genese

[1] Dieses Präparat verblieb in der Mischung des Sublimats mit Osmiumsäure 5—6 Stunden, was vielleicht die Ursache war, daß das Chondriom sich nicht mitgefärbt hat. In Präparaten, die nur eine Stunde lang in dieser Mischung verblieben und dann nur nach kurzem Abwaschen mit destilliertem Wasser in 2% Osmiumsäure (Kopsch) eingelegt worden sind, tingierten sich die Chondriomelemente äußerst schön und vollkommen (Taf. XVI, Fig. 20), wie schon oben bemerkt wurde.

des Dotters. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich zu sein, daß das Fett in erster Linie aus den Zerfallprodukten des GOLGI-KOPSCHschen Apparates entsteht. Zugunsten dieser Annahme sprechen folgende zwei Tatsachen: 1. Das Fett erscheint nicht immer in Form zuerst sehr kleiner Tröpfchen (wie die kleinsten Elemente des Dotters), vielmehr erscheint es gewöhnlich in sehr frühen Stadien als ziemlich große Kugeln (vgl. die Taf. XIV, Fig. 9; auch GIARDINA gibt an, daß in sehr frühen Stadien am vorderen Eipol große Fettkugeln erscheinen); es geht daraus hervor, daß das Fett nicht durch allmähliches Wachstum von kleinsten Anlagen, vielmehr aus irgendwelchem vorgebildeten und in größeren Massen aufgespeicherten Material im Ooplasma entsteht. 2. Die Fettkugeln erscheinen immer zuerst an einer bestimmten Stelle und zwar am vorderen Eipol in direkter Nachbarschaft des Kernes. Wir sahen aber, daß eben an dieser Stelle in früheren Stadien besondere Körperchen von ziemlich bedeutender Größe auftreten, die sich mit Osmiumsäure schwärzen, in Terpentinöl nicht aufgelöst werden, also kein Fett darstellen, vielmehr als Bildungen betrachtet werden müssen, die dem GOLGI-KOPSCHschen Apparate entsprechen, wie wir es besonders schön in Taf. XVI, Fig. 15 erblicken (*a*). In den folgenden Stadien findet man schon keine Spuren des Apparates, aber in derselben Stelle, topographisch genau bestimmt, erscheinen die ersten ziemlich großen Fettkugeln. Da aber auch auf Grund von chemischen Überlegungen die Umwandlung der Apparatbestandteile in Fett höchst plausibel ist, scheint mir die obige Annahme sehr wahrscheinlich zu sein. Was diese chemische Seite der Frage anbelangt, so wissen wir, daß vorwiegend das Lezithin die Substanz des Apparates bildet und daß anderseits zu den Spaltungsprodukten des Lezithins stickstoffhaltige Bestandteile und Fettsäuren gehören, indem die Glyzerinphosphorsäure in allen Lezithinen auftritt (s. IVAR BANG, Chemie und Biochemie der Lipoide. Wiesbaden 1911, S. 48); nach THUDICHUM sind es vorwiegend die Fettsäuren, deren Individualität das betreffende Phosphatid charakterisiert. Das Lezithin enthält nach THUDICHUM Ölsäure, Stearin- oder Palmitinsäure, und aus den Beobachtungen von HENRIQUES und HANSEN folgt, daß dasselbe auch ungesättigte Fettsäuren mit mehr Doppelbildungen als die Ölsäure enthalten muß (IVAR BANG, l. c. S. 49).

G. Einige Nebenerscheinungen und Theoretisches.

Ich muß noch einige Nebenerscheinungen betrachten, die mit der Bildung des Deutoplasmas innigst verbunden sind. Und zwar habe

ich oft beobachtet an Präparaten, die in CHAMPYS Flüssigkeit fixiert worden sind, daß sowohl in den Nährzellen, wie auch in den jungen Eizellen ein Teil des Protoplasmas um den Kern mehr verdichtet erscheint, mit KULLscher Tinktionsmethode sich mehr rötlich färbt und daß in diesem Plasma alle Mitochondrien und Fettkügelchen liegen bleiben, während in dem umgebenden, peripheren Plasmateil, der sich mehr bläulich tingiert, fast keine mitochondriale Bildungen, wie auch Fettkügelchen zurückbleiben. Diese Verhältnisse sehen wir schön ausgeprägt in Taf. XIII, Fig. 5 und 6. Auch in Fig. 3 erblicken wir ein etwas ähnliches Bild, das für die in der Entwicklung mehr vorgeschrittenen Eizellen charakteristisch ist; am hinteren Eipol sehen wir hier das mehr flüssige, bläulich tingierte Plasma, in welches mehrere Ausläufer aus dem das ganze Chondriom und Fettmaterial enthaltenden Ooplasma hineindringen. Alle diese Bilder halte ich für Artefacta. Es kommt immer, infolge der Wirkung von Reagentien, zu einem Zusammenziehen des Ooplasmas, wobei alle dichteren Teile und zwar die Filarsubstanz nebst Chondriommaterial und Fett mit einem Teil der Interfilarsubstanz sich centralwärts gegen den Kern zusammenzieht, während mehr peripherisch nur die flüssigere Substanz ohne Chondriommaterial übrigbleibt. Daß es Artefacta sind, dafür sprechen zwei wichtige Tatsachen. Und zwar: erstens, daß das verdichtete centrale Plasma immer mehr oder weniger unregelmäßige, oft eckige Konturen zeigt (Taf. XIII, Fig. 5, 6), und zweitens, daß bei der Fixierung in einem sehr fein konservierenden Gemisch von Sublimat + Osmiumsäure solche Bilder nicht zum Vorschein kommen.

Auf ganz ähnliche Weise entstehen auch Bilder, die wir im Eikern antreffen, wie es z. B. in Taf. XV, Fig. 12 zu sehen ist. Der Kern ist lappig (an einer Seite), wobei überall die Kernmembran, durch einen hellen Saum vom Kerninhalte abgegrenzt, ganz deutlich zu sehen ist. Zwischen der Kernmembran und der perinukleären Chondriomschicht sieht man an derjenigen Seite, wo die Kernlappen vorhanden sind, eine sehr breite, helle Plasmamasse, in welcher keine festeren Einschlüsse zu finden sind; die etwas zackige innere Grenze der perinukleären Chondriomschicht entspricht mehr oder weniger dem lappigen Rande des Eikernes. Alle diese Tatsachen sprechen ohne Zweifel dafür, daß wir es auch hier mit einem Artefactum zu tun haben; infolge der Wirkung von Reagentien hat sich die festere Kernsubstanz centralwärts samt der Kernmembran zusammengezogen und ein Teil des flüssigen Kerninhaltes (Kernsaftes) wurde nach außen ausgeschieden. Manche von den älteren Autoren gegebene Bilder (besonders von WILL, 31, 1886,

bei *Colymbetes*) entsprechen ohne Zweifel denjenigen, die wir oben angeführt und als Artefacta gedeutet haben.

Mit obigen Fragen verbindet sich diejenige über den Bau des Ooplasmas und des Cytoplasmas im allgemeinen. Ich halte es für besonders wichtig, dieser Frage näherzutreten und zwar in Anbetracht dessen, daß, wie allgemein bekannt, GUSTAV RETZIUS (1912) in letzteren Jahren gegen die Mitochondrienlehre hervorgetreten ist, indem er von dem Standpunkte ausging, daß diese Lehre nichts Neues enthält und daß der Mitochondrienbegriff in sehr vielen Fällen mit dem gekörnten Mitom FLEMMINGS und den ALTMANNschen Granula übereinstimmt. »Daß solche Körner (d. h. Mitochondrienkörner) — sagt RETZIUS — sich hier und da zu Fäden, Chondriomiten, zusammenfügen können, ist ja schon seit lange bekannt. Ebenso daß bei manchen Zellarten im Zellkörper färbbare Fäden andrer und verschiedener Art auftreten, welche aber von verschiedener Natur und Bedeutung sein können. Die Tendenz der neueren Forschung auf diesem Gebiete ging mehr und mehr in der Richtung der genannten Anschauung, so daß diese Lehre von den Mitochondrien und Chondriomiten sich immer mehr erweiterte und das Gebiet des FLEMMINGschen Mitoms erobern wollte, ja soweit, daß zuletzt fast alle fädigen und körnigen Bildungen von der Mitochondrienlehre annektiert wurden.«

Es unterliegt keinem Zweifel, daß sehr viele körnchenartige Bildungen, die in letzteren Jahren als Chondriosomen, Plastosomen, Mitochondrien usw. von verschiedenen Autoren beschrieben worden sind, den ALTMANNschen Granula oder Bioblasten entsprechen, und weiter unterliegt es auch keinem Zweifel, daß manche fadenförmige Bildungen, die als Chondriomiten, Chondriokonten in letzteren Jahren beschrieben wurden, dem FLEMMINGschen Mitom entsprechen. Es ist aber, meine ich, grundlos zu behaupten, daß alle als Chondriom bezeichnete Bildungen mit den obenerwähnten Strukturen identsich sind. Meiner Meinung nach differieren die Chondriomstrukturen von den ALTMANNschen Granula im allgemeinen darin, daß sie:

1. Als Körnchen auftreten, die die Tendenz zeigen, in kurze Fädchen, in längere Fädchen, in Reihen von Körnchen und in Reihen von Fädchen, wie auch in Gestalt von dickeren Fädchen zu erscheinen oder vice versa; diese Tendenz ist so charakteristisch und so allgemein verbreitet, daß sie als Unterscheidungsmerkmal von denjenigen ALTMANNschen Granula dienen kann, die eine solche Tendenz nicht aufweisen. Ich bin der Ansicht, daß der Granulabegriff ein viel breiterer

ist, als der Chondriombegriff. Das Chondriom bildet also morphologisch eine besondere Art von Granula im Sinne ALTMANNS.

2. Das Chondriom unterscheidet sich von andern granulären (und auch fadenförmigen) Plasmabildungen auch in chemischer Hinsicht: die Chondriomelemente enthalten immer Lipoide und Eiweißsubstanzen, weshalb sie sich charakteristisch gegen manche Reagentien und Tinktionsmittel verhalten, z. B. sie schwärzen sich mit Osmiumsäure, wobei sie nach nachfolgender Behandlung des Präparates mit Terpentin nicht verschwinden. Nicht alle Granula und auch nicht alle Fila (im Sinne FLEMMINGS) besitzen eine solche chemische Eigenschaft. Wir können also sagen, daß auch in bezug auf chemische Eigenschaften die Chondriosomen oder Chondriomiten und Chondriokonten nur eine besondere Art von granulären und fadenförmigen Bildungen des Protoplasmas darstellen.

Was speziell das Verhalten des Chondrioms zu dem Mitom oder den Fila FLEMMINGS anbelangt, so läßt sich auch hier dasselbe sagen. Der Mitombegriff FLEMMINGS ist ein viel breiterer; die Chondriomfäden sind nur eine spezielle, äußerst verbreitete Art von Mitom oder vom Fadengerüst des Protoplasmas im allgemeinen, oder sie bilden nur besonders differenzierte Teile desselben. Hier läßt sich dasselbe bemerken, was wir oben ausgesprochen haben. Vom Mitom im allgemeinen unterscheidet sich nämlich das Chondriom in zweifacher Hinsicht: erstens morphologisch, d. h. daß es die Tendenz zeigt, in Körnchen oder Fädchen aufzutreten, zweitens chemisch, d. h. daß es immer Lipoide neben den Eiweißsubstanzen enthält.

In vielen Fällen liegen ohne Zweifel die Chondriomelemente in dem FLEMMINGschen Mitom, sie sind sozusagen eingebettet in der Substanz des allgemeinen Fadengerüstes, sie bilden differenzierte Abschnitte dieses letzteren, und dann bekommen wir Bilder, wie sie uns RETZIUS in Fig. 1—4 seiner obenerwähnten Arbeit (1912) »Zur Frage von dem Problem der Protoplasmastruktur« gibt. In solchen Fällen bekommen wir mit gewöhnlichen Methoden nur die Fila, mit speziellen — die in diesen Fila eingebetteten Chondriomelemente. Aber zu dem allgemeinen Begriff des Fadengerüstes des Protoplasmas, zum Begriff des Mitoms, als einer mehr verdickten fädigen Substanz, zwischen welcher das mehr flüssige Paramitom (Interfilarsubstanz) FLEMMINGS liegt, gehören auch ja die plasmatischen fädigen Strahlungen, wie auch die zarten Fäden der Kernspindel im Stadium der Zellteilung.

FLEMMING (1891) hat bereits nachgewiesen, daß die Polstrahlungen durch eine direkte Umwandlung und Umformung des Mitoms ent-

stehen und die überwiegende Zahl späterer Forscher (auch G. RETZIUS) hat sich dieser Ansicht angeschlossen. Wenn aber BOVERI (1895), MEVES (1912 und in früheren Arbeiten) und manche andre Forscher die Strahlen als besondere Strukturen betrachten, die von den Centren auswachsen, so sind dieselben jedenfalls sehr feine fädige Plasmastrukturen, die morphologisch ganz dem Mitombegriff entsprechen. Nun hat bekanntlich MEVES (1910) in den Zellen der lymphatischen Randschicht der Leber des Salamanders »die Chondriosomen zwischen den Fäden der Strahlung gelegen« gesehen und deshalb die feinfädigen Strahlungen als etwas vom Chondriom ganz Unabhängiges erklärt. Zu demselben Schluß gelangt er in seiner Arbeit (20) von 1915 »Was sind Plastosomen?« Daß die Mitochondrien ganz unabhängig von den Polstrahlungen sind, das beweisen sehr deutlich auch meine Präparate, und zwar sehen wir in jungen Oogonien (Taf. XIII, Fig. 1 und Taf. XVI, Fig. 21), daß sowohl bei der Anwendung der KULLschen Methode, wie auch nach der KOPSCHschen, die Plasmastrahlungen absolut unabhängig von den Mitochondrien sind; diese letzteren liegen zwischen den Polstrahlungen, bilden radiär angeordnete Reihen, aber sie sind sehr gut von den eigentlichen Plasmastrahlungen unterscheidbar, sie sind karminrot (KULL), oder schwarz (Osmiumsäure) gefärbt, während die feinen Plasmastrahlungen fast ungefärbt bleiben; sie können zwar stellenweise den Fäden der Polstrahlungen anliegen, aber immer sind sie von denselben vollkommen unterscheidbar. In dieser Hinsicht bin ich also mit MEVES im Einklang, nicht aber mit BENDA (1898), der zwar an ganz andern Objekten, nämlich beim Studium der Spermatogenese, die Zugehörigkeit der Mitochondrien zu den Fäden der Strahlungen und Gerüste annimmt. Anderseits aber, wie ich schon oben bemerkt habe, bin ich sicher, daß auch BENDA (3, 1898), RETZIUS (25, 1914), HIRSCHLER (15, 1913) u. a. vollkommen recht haben, wenn sie behaupten, daß die Chondriomelemente in den Mitomfäden eingelagert sein können und vielfach auch eingelagert sind. Ich behaupte aber, indem ich mich u. a. auf meine, die Oogenese der Insekten betreffende Präparate stütze, daß in vielen Fällen die Chondriomelemente von den Polstrahlungsfäden und andern Gerüstfäden des Protoplasmas, die sich mit dem allgemeinen Mitombegriff FLEMMINGS decken, ganz unabhängig sind und in der Interfilarsubstanz liegen. Für eine solche Annahme spricht in hohem Maße, meine ich, die von mir konstatierte wichtige Tatsache, daß das Chondriom von einer Zelle in die andre überwandern kann; ein »Gerüst« könnte nicht von der Nährzelle in die Eizelle so leicht überwandern,

das können nur frei im Plasma eingebettete Körnchen oder Fädchen mitmachen, die dank besonderen Strömen des flüssigen Plasma oder besonderen Kontraktionen desselben von einem Ort nach einem andern, weit entfernten übertragen werden. Und auch im Bereiche derselben Zelle überwandern die Mitochondrien, wie wir gesehen haben, von einer Gegend in die andre, ganz bestimmte, was nur möglich wäre in solchem Falle, wenn sie frei im flüssigen Plasma eingebettet würden und wenn dasselbe ganz bestimmte Kontraktionen ausführe. Das Chondriommaterial, wenigstens das alloiochthone, liegt nämlich zuerst an einem Pole des Eikernes, dann umgibt es den ganzen Kern mit einer perinukleären Schicht, etwas später migriert es in centrifugaler Richtung, indem die Mehrzahl der Chondriomelemente eine besondere verdichtete periphere Schicht bildet und erst nachher verteilt es sich gleichmäßig im ganzen Ooplasma. Ich kann mir nicht vorstellen, wie alles dies möglich wäre, wenn das Chondriom ausschließlich in den Fäden des plasmatischen Gerüstes eingebettet sein würde, wie es Benda und Retzius annehmen, oder wenn das Chondriom das ganze Mitom selbst bilde, wie es z. B. Samsonow (27) annimmt.

Ich bin also der Meinung, daß man einerseits ein 1. im Mitom eingelagertes und 2. ein außerhalb des Mitoms liegendes (im Paramitom eingebettetes) Chondriom unterscheiden kann, und daß man anderseits 1. von einem chondriomhaltigen Mitom und 2. von einem nicht chondriomhaltigen Mitom (zu welchem u. a. die Polstrahlungen in vielen Fällen gehören) sprechen kann.

Was die biologische Bedeutung des Chondrioms anbetrifft, welches, wie viele neuere Arbeiten uns zu Genüge gezeigt haben, eine so verschiedenartige und äußerst wichtige Rolle in der Bildung zahlreicher Zellstrukturen, wie auch bei der Produktion der Dotterelemente, Fette, verschiedenartiger Secretgranula usw. spielt, wie das in äußerst übersichtlicher Form u. a. aus den schönen Arbeiten von Duesberg (6, 1912) und J. Arnold (2, 1914) zu ersehen ist, so teile ich vollkommen die Ansicht derjenigen Forscher, welche das Chondriom als besonders differenzierte und zwar sowohl im morphologischen, wie auch chemischen und physiologischen Sinne, Teile des Protoplasmas betrachten, welche mit verschiedenartigen Bildungs- und Umbildungspotenzen begabt sind. Sie sind gewissermaßen eine Elite der Plasmabestandteile und sind auch mit regulatorischen Eigenschaften begabt, da sie — worüber ich mit Regaud (1909) und Renaut übereinstimme — auch fähig sind, eine Auswahl zwischen verschiedenen Substanzen des Zellplasmas zu vollziehen und

dieselben dann unter verschiedenartigen Formen auszulesen. Wenn wir den PRENNANTschen Ausdruck »protoplasme supérieure« in der Biologie der Zelle behalten, so sollen wir mit demselben in erster Linie, wenn nicht ausschließlich, das Chondriom bezeichnen.

Ich möchte noch bemerken, daß mein Begriff des chondriomhaltigen Mitoms sehr wahrscheinlich dem Begriff der »quergegliederten fädigen Plasmaelemente« (in den Leukozyten) M. HEIDENHAINS (1892), wie auch dem Begriff »der mit Körnchen (Mikrosomen) besetzten Fäden« W. FLEMMINGS und den »gekörnten Fäden« von G. RETZIUS entspricht. Anderseits deckt sich mein Begriff des Chondrioms, welches außerhalb des Mitoms, also im Grundplasma (Paramitom) liegt, teilweise mit dem Begriff von »Körnern, die zwischen den Fäden des Mitoms liegen und mit den Mikrosomen nicht verwechselt werden mögen« von G. RETZIUS (Archiv f. mikr. Anatomie, 1914, S. 212). RETZIUS zählt aber zu solchen Körnern schon fertige, stark differenzierte Elemente, wie Secretgranula der Drüsenzellen, Dotterkörner der Eizellen usw. Wir haben aber gesehen, daß solche Granula, Körnchen schon sehr früh in den Oogonien und in den Nährzellen hervortreten, ehe noch Dotterelemente vorhanden sind und daß diese Körnchen teilweise den Dotterelementen den Anfang geben, teilweise aber im Eiplasma unverändert bleiben, um das Chondriom des fertigen Eies zu bilden und dann in das Plasma der Blastomeren und des Blastoderms überzugehen. Wir müssen also auch ein Vorhandensein von elementaren, im Grundplasma (außerhalb des Mitoms) liegenden Körnchen annehmen, denen die Fähigkeit zukommt, in Körnchenreihen und Fädchen aufzutreten, sich spezifisch zu färben (z. B. mit Osmiumsäure sich schwärzen) und manchen paraplastischen Bildungen den Anfang zu geben. Ich meine also, daß mein Begriff eines paramitomischen Chondrioms nicht unbegründet erscheint.

Ich fasse meine Ansichten in einer folgenden Übersicht zusammen: Als Chondriom bezeichne ich die elementaren Plasmastrukturen, die zum größten Teil, aber nicht in allen Fällen, dem Begriff der ALTMANNschen Granula entsprechen und die 1. eine Tendenz haben, Körnchenreihen, kurze und längere Fädchen zu bilden, 2. spezifisch sich färben lassen (sie enthalten Lipoidsubstanzen), und 3. zu verschiedenen Umbildungen befähigt sind. Ich unterscheide ein in FLEMMINGS Mitom eingebettetes und ein außerhalb des Mitoms, also im Grundplasma liegendes Chondriom, mit einem Worte: 1. ein mitomiales Chondriom und 2. ein paramitomiales Chondriom. Es folgt daraus, daß wir auch von einem 1. chondriomhaltigen, sehr verbreiteten

und 2. einem chondriomlosen Mitom sprechen können, zu welch letzterem die Fädchen vieler Polstrahlungen (wahrscheinlich nicht aller), der Kernspindel und manche andre filamentöse Plasmabildungen gehören. In bezug auf die Bildungsstätte können wir ein 1. endogenes oder autochthones und ein 2. exogenes oder alloiochthones Chondriom unterscheiden.

Noch eine Frage muß ich erörtern. Wir haben gesehen, daß in unserem Falle mitochondriale Strukturen den Dotterelementen ohne jeden Zweifel den Anfang geben. Nun gibt es aber Forscher, welche gerade die Bildung von paraplastischen Elementen, wie Dotter oder Secretgranula, aus den Mitochondrien nur schwer annehmen möchten. Van der Stricht (29, 30) und seine Schüler (Lams, Van Darme) haben die Bildung des Dotters aus den Mitochondrien bei manchen Säugetieren und Vögeln konstatiert, Fauré-Frémiet bei den Myriopoden, Hirschler in meinem Institute bei Ascaris usw. Nichtsdestoweniger äußert sich darüber Benda (4) folgendermaßen (Seite 35): »Nach meinem Dafürhalten sind beide Behauptungen . . . angreifbar, wir können dagegen behaupten, daß die mikroskopischen Bilder ganz ebenso wären, wenn Mitochondrien . . . unbeteiligt wären und die Dotterkugeln und -plättchen aus einem . . . von diesen unabhängigen Element entständen . . . Es wäre vorläufig die Hypothese zulässig, daß Dotterkugeln, genuine Leukozytengranulationen und Secretgranula dasselbe Strukturelement zum Substrat haben, welches dann in gleicher Weise für Fett- und Glykogenablagerungen und vitale Färbung in Frage käme . . . Es ist daher anzunehmen, daß es dieses Strukturelement ist, welches den langjährigen und sorgfältigen Beobachtungen J. Arnolds vorgelegen hat. Ich hielt es deswegen für angemessen, es vorläufig auch mit dem von ihm gebrauchten Namen als Plasmosomen zu bezeichnen. Die Identität der Plasmosomen mit den Mitochondrien, der ich früher zugestimmt habe, würde dann fallen müssen.«

Die Beobachtungen Van der Strichts, Fauré-Frémiets u. a. und die oben beschriebenen meinigen Beobachtungen an *Dytiscus* überzeugen uns jedoch ganz sicher, daß typische Mitochondrien direkt in Dotterkugeln übergehen können; beim *Dytiscus* entstehen sie ja im engsten Zusammenhange mit der Wanderung der Mitochondrien und wir sahen dort einen direkten Übergang derselben in die Dotterelemente. Gleicherweise haben viele Forscher den Übergang der Mitochondrien in die Secretgranula bewiesen (Altmann, Regaud, Hoven, Schultze, neuerdings meine Schülerin Fräulein Bloch in den Hautdrüsen der Planarien, Bullet. de l'Acad. d. Sc. Cracovie. Cl. mat.

nat. Octobre 1913), wie es aus der schönen Zusammenstellung von Duesberg (6) hervorgeht, was ich aber hier näher nicht erörtern kann.

Wir müssen deshalb fragen, was eigentlich die »Plasmosomen« im Sinne Arnolds und Bendas (1914) sind. In dieser Hinsicht stehe ich vollkommen auf Grund der Annahme von Arnold. Als »Plasmosomen« (Arnold, Benda) müssen wir bezeichnen nicht immer darstellbare, sehr elementare Plasmagranulationen, aus denen auch die Mitochondrien, d. h. bestimmte Strukturen, die als Fädchen, Granulakettchen oder freie Körnchen von spezifischer chemischer Natur und von spezifischer Färbungsfähigkeit uns erscheinen, enstehen können.

Ein großes Verdienst Arnolds (2) war es, daß er den Begriff der »intergranulären« Substanz näher analysiert hat. Nach Arnold befinden sich in dieser intergranülen, d. h. zwischen den gut darstellbaren Chondriomelementen sich befindenden Substanz ebenfalls noch äußerst feine Körnchen, welche Arnold als »Plasmosomen« oder »Plasmomiten« bezeichnet; dieselben sind aber sehr schwer darstellbar mit unseren bisherigen Tinktionsmethoden. Arnold findet aber verschiedene »Übergangsformen« von diesen Elementen der intergranulären Substanz zu den »Mitochondrien« und nennt diese Übergangsformen »Mitosomen«; sie sind größer als Plasmosomen und Plasmomiten, aber färben sich noch nicht so wie die Mitochondrien. Arnold nimmt an, daß die intergranuläre Substanz gewissermaßen eine Matrix bildet, in welcher aus den Plasmosomen die Mitosomen entstehen und diese letzteren sich dann auch in Chondriosomen, Chondriomiten und Chondriokonten verwandeln können. Diese Hypothese Arnolds steht im Gegensatz zu der bekannten Annahme von Meves, der eine Continuitas in der Entwicklung des Chondrioms (»kontinuierliche, plastochondrale Keimbahn«) angenommen hat. Nach Arnold kann wenigstens ein Teil des Chondrioms direkt aus den Plasmosomen der intergranulären Substanz entstehen. Ich möchte annehmen, daß solche Plasmosomen fortwährend infolge der lokalen Verdichtungen und Umbildungen des flüssigen Plasmas entstehen können.

Die Arnoldsche Hypothese dient also unter andern zur Aufklärung der Genese des Chondrioms. Meine Beobachtungen haben aber gezeigt, daß beim *Dytiscus* die paraplastischen Dotterelemente aus der Umbildung eines schon vorhandenen und ganz typischen Chondrioms entstehen, was in keinem Gegensatz zur Annahme des Plasmosenbegriffes im Sinne Arnolds und Bendas steht.

Absichtlich erst am Ende meiner Betrachtung komme ich zur Besprechung der Arbeit von Th. Günthert »Über die Eibildung der Dytisciden« (Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XXX. 1910) und zwar wegen der Sonderstellung derselben. Denn man kann darüber streiten, ob z. B. das Chondriom etwas vom Plasmamitom Gesondertes ist, oder ob es lediglich die Mikrosomen desselben darstellt; aber das ganze Chondriom der Oogonien, der Oocyten und der jungen Eier für ein Produkt des Kernchromatins und also folglich auch den ganzen Eidotter (als Produkt des Chondrioms) für eine Bildung des Kernchromatins (sic!), namentlich der »Chromidien« zu halten, das ist eine zu vage Annahme! Auf Grund dessen, was ich schon oben gesagt habe und was wir überhaupt über die Genese des Dotters in den dotterreichen Eiern wissen, hat das Chondriom der Dytiscideneier genetisch absolut nichts mit dem Kernchromatin zu tun. Die betreffenden Beobachtungen Güntherts beruhen ohne Zweifel auf einem Irrtum und zwar infolge einer aprioristischen Idee unter dem Einflusse mancher Münchener Zoologen. Denn, wie es schon Herbert Spencer ganz richtig bemerkt hat, entstehen alle Irrtümer in der Wissenschaft aus zwei Hauptgründen: aus dem Vorhandensein von aprioristischen Ideen oder aus einem vollkommenen Mangel derselben; die richtige Kritik ist hier dem Forscher unentbehrlich. Betrachten wir nun die betreffende, sonst schöne Arbeit Güntherts näher. Er untersuchte die Eibildung bei verschiedenen Dytisciden, und was die frühen Stadien anbelangt, so bestätigte er im allgemeinen die obenerwähnten Beobachtungen Giardinas über Rosettenbildungen. Er hat besonders bei *Colymbetes* Stränge von Nährsubstanz von den mehr vorderen Nährzellen in die mehr hinteren (was ich auch bei *Dytiscus* beobachtet habe) und von den hintersten, also der Eizelle anliegenden Nährzellen der Ovarialkammer in die Eizelle sich hinziehen gesehen. Bei *Colymbetes* sah er eine daraus resultierende Anhäufung von Nährsubstanz im Plasma der Eizelle, beim *Dytiscus* hingegen hat er merkwürdigerweise »eine derartige Anhäufung von Nährmaterial im Plasma der Eizelle niemals beobachtet«, was, wie wir aus dem Obengesagten wissen, ganz unrichtig ist, weil hier (beim *Dytiscus*) eben eine kolossale Anhäufung von erwähntem Material zum Vorschein kommt. Ebenfalls ist nach ihm merkwürdigerweise »das Bild der Körnchenströmung bei *Dytiscus* sehr undeutlich«, nach meinen Beobachtungen aber ist dieses Bild äußerst deutlich. Diese Differenz in unsern Beobachtungen ist aber leicht begreiflich, da Günthert nicht diejenigen Färbungsmethoden gebraucht hat, die spezifisch für

das Chondriom sind. Den von mir beobachteten Übertritt des Nährmaterials von den Nährzellen in die Eizelle schon im Stadium der Rosette hat GÜNTHERT ebensowenig wie GIARDINA gesehen.

E. KORSCHELT (Zoolog. Jahrbücher. Bd. IV. 1889) hat bekanntlich beim *Dytiscus* Körnchenstraßen von den Nährzellen nach dem Keimbläschen beobachtet, er sah aber solche Körnchenstraßen nicht nur von der vorderen Nährzellgruppe, sondern auch von der hinter dem Ei liegenden Nährzellgruppe nach dem Ei sich hinziehen. Das Vorhandensein solcher hinteren Körnchenstraßen, wie auch das Vorhandensein von pseudopodienartigen Fortsätzen des Keimbläschens gegen die Nährzelle, die KORSCHELT beschrieben hat, lehnt GÜNTHERT ab; er schreibt solche Fortsätze »mechanischen Insulten« zu. Diesen Beobachtungen und Bemerkungen GÜNTHERTs stimme ich auf Grund meiner Untersuchungen vollkommen bei.

Die wichtigste Beobachtung GÜNTHERTs war aber die, daß das ganze Nährmaterial der Nährzellen, das später in das Ei gelangt, dem Chromatin des Kernes seinen Ursprung verdankt und zwar aus den Chromatinkörnchen, die aus dem Kern auswandern und in das Plasma gelangen, entstehen soll.

In diesem Punkte war leider GÜNTHERT, wie ich annehmen darf, zu stark unter dem Einflusse mancher Münchener Zoologen, die überall bei der Entwicklung der Geschlechtszellen den Austritt der Chromatinelemente und die Entstehung der »Chromidien« gesehen haben, was sich aber in den meisten Fällen als eine Phantasie erwiesen hat, wie dies unter andern auch aus der kritikvollen und nüchternen Zusammenstellung DUESBERGS (1912) hervorgeht.

Die Fig. 75, Taf. XXII in der Arbeit GÜNTHERTs soll einen Beweis dafür liefern, daß die Körnchen der Nährzellen, die später in das Ei gelangen, infolge des Hinauswanderns der Chromatinkörnchen aus dem Kern entstehen. Ich halte es aber für ein Kunstprodukt. GÜNTHERT stützt sich hauptsächlich darauf, daß er Verlängerungen mancher Chromatinkörnchenreihen des Kernes hier und da in die Körnchenreihen des Plasmas gesehen hat, was ein Beweis für den Austritt der Chromatinelemente sein soll! Bei gewisser aprioristischer Auffassung kann man aber solche Scheinverlängerungen oft sehen, weil im Kerne die Chromatinkörnchen überall der Kernmembran anliegen und im Plasma die Chondriomkörnchen und Körnchenreihen im gewissen Entwicklungsstadium ebenfalls dicht die Kernmembran umgeben und in verschiedenen Richtungen verlaufen.

Die Auffassung GÜNTHERTs ist aber vollkommen verfehlt aus

folgenden Gründen: 1. GÜNTHERT sieht die Bildung der »Chromidien« erst im Stadium, wo Körnchenströme zwischen dem jungen Ei und den Nährzellen hervortreten; in früheren Stadien, z. B. in den Zellen der Rosette oder noch früher, in den Oogonien, hat er dieselben nicht beobachtet; wir haben aber gesehen, daß das Chondriom schon in den Oogonien und in den Rosettenzellen auf das deutlichste hervortritt und erst sekundär häuft es sich in Gestalt einer Schicht, die den Kern umgibt. 2. Vom ersten Moment ihrer Erscheinung an, also schon in den Oogonien, färben sich die Chondriomkörnchen ganz spezifisch, z. B. schwarz mit Osmiumsäure, karminrot mit der KULLschen Methode, während die Chromatinelemente des Kernes sich ganz anders gegen diese Farbstoffe verhalten, sie bleiben fast ungefärbt nach Osmiumsäure, violett nach gelungener KULLscher Färbung. Nur nach HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin färben sich ziemlich gleich sowohl die Chondriomelemente des Plasmas wie auch die Chromatinelemente des Kernes, und da GÜNTHERT keine spezifischen Färbungsmethoden für das Chondriom benutzt hat, konnte er auch deshalb leicht zu seiner irrtümlichen Annahme gelangen. 3. In allen Stadien der Oogenese bei den Dytisciden sieht man an gut konservierten Präparaten, daß die Kernmembran vollkommen unversehrt ist, während man auf Grund von schlecht konservierten und etwas geschrumpften Präparaten leicht zum irrtümlichen Schluß gelangen kann, daß die Kernmembran undeutlich ist oder sogar fehlt, was eben zur Annahme der »Chromidien« den Anlaß geben kann.

Lemberg, im Juni 1916.

Literatur.

1. ALTMANN, R., Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig 1894.
2. ARNOLD, J., Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena 1914.
3. BENDA, C., Weitere Beobachtungen über die Mitochondrien. Verhandl. d. phys. Gesellsch. zu Berlin. 1898, 1899, 1900 (und frühere Arbeiten).
4. — Die Bedeutung der Zelleibstruktur für die Pathologie. Verhandl. d. Deutsch. patholog. Gesellsch. Berlin 1914.
5. DUESBERG, J., Sur l'existence de mitochondries dans l'œuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anz. Bd. XXXII. 1908.
6. — Plastosomen, »Apparato reticolare interno« und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anatomie u. Entw. Bd. XX. 1912.

7. Fauré-Frémiet, E., Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Archives d'Anatomie Microscopique. T. XI. 1909.
8. — Evolution de l'appareil mitochondrial dans l'œuf de Julus terrestris. Compt. Rend. Soc. Biolog. T. LXIV. 1908.
9. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Kernbildung. Leipzig 1882 und Zellsubstanz. Verhandl. d. Anatom. Gesellsch. 1899.
10. Giardina, A., Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiologie. Bd. XVIII. Leipzig 1901.
11. — Sui primi stadii dell'oogenesi e principalemente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.
12. — Sull'existenza di una zona plasmatica perinucleare nell'oocite et cet. Giornale Scienze nat. ed econom. Vol. XXIV. 1904 (im Original mir unbekannt).
13. Günthert, Th., Über die Eibildung der Dytisciden. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. XXX. 1910.
14. Heidenhain, M., Plasma und Zelle. 1907 und 1911 (zahlreiche Literaturangaben); siehe auch dessen Arbeit »Über Kern und Protoplasma«. Festschrift für A. Kölliker. 1892.
15. Hirschler, J., Über Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden. Arch. f. Zellforschung. Bd. IX. 1913.
16. Korschelt, E., Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.
17. Kulikowska, S., Frl., O aparacie Golgi-Kopscha w komórkach nerwowych owadow (Insecta). Festschrift für Prof. Dr. J. Nusbaum-Hilarowicz (polnisch). Lemberg 1911.
18. Meves, Fr., Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXV. 1910.
19. — Verfolgung des sog. Mittelstückes des Echinidenspermiums usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXX. Abt. 2. 1912.
20. — Was sind Plastosomen? usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXVII. 1915 (auch frühere Publikationen. 1891—1914).
21. Nemec, B., Über die Struktur der Diplopodeneier. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
22. Nusbaum, J., Über den sog. inneren Golgischen Apparat und sein Verhältnis zu den Mitochondrien usw. Arch. f. Zellforschung. Bd. X. 1913.
23. Prennant, A., Sur le protoplasma supérieure. Etude critique. Journal de l'Anat. et de Physiol. T. XXXV. 1898—1899.
24. Regaud, Cl., Attribution aux formations mitochondriales dans la fonction générale d'extraction et de fixation électives etc. Compt. Rend. Soc. Biol. T. LXVI. 1909.
25. Retzius, G., Zur Frage uon dem Problem der Protoplasmastruktur. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. Bd. XVII 1912.
26. — Was sind Plastosomen? Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXXXIV. Abt. I. 1914.
27. Samssonow, N., Über die Beziehungen der Filarmasse Flemmings zu den Fäden und Körnern Altmanns usw. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entw. Bd. LXXV. 1910.

28. Van der Stricht, R., La structure de l'œuf de Chauve-souris (V. noctula). Verh. d. Anat. Gesellsch. 1905.
29. — La structure de l'œuf des Mammifères (Chauve-souris). 3. Partie Mém. Acad. R. de Belgique, Col. d. S. Sér. II. 1909.
30. — Vitellogénèse dans l'ovule de la chatte. Arch. de Biologie. T. XXVI 1911.
31. Will, L., Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von Colymbetes fuscus L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1886.

Erklärung der Abbildungen.

(Alle Abbildungen betreffen den *Dytiscus marginalis* L. und wurden mit dem Zeissschen Zeichnungsprisma angefertigt.)

Tafel XIII.

(Alle Präparate wurden in Champys Flüssigkeit fixiert und mit der Kullschen Methode gefärbt.)

Fig. 1. Oogonien; manche bald nach der Teilung. *i*, Idiozom; *k*, Kern. (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Ap. 1.30. Zeiss. Tubuslänge 120.)

Fig. 2. Ein Stück eines Längsschnittes durch ein Ei samt Follikelepithel. *f*, Follikelepithel; *d*, Dotterkörner; *ft*, Fettkugeln; *o.p*, Ooplasma. (Oc. comp. 8. S. hom. Imm. 2 mm. Ap. 1.30. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Fig. 3. Ein Längsschnitt durch das junge Ei. *m*, perinukleäre Chondriomschicht; *k*, Kern; *o.p*, Ooplasma. (Oc. 2. S. C. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Fig. 4—6. Längsschnitte durch Teile von jungen Ovarialkammern. *O*, Oocyt; *N*, Nährzellen; *K*, Kern; *m*, perinukleäre Chondriomschicht. (Oc. 2. S. C. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Tafel XIV.

(Alle Präparate wurden in Champys Flüssigkeit fixiert und mit der Kullschen Methode gefärbt.)

Fig. 7 und 9. Längsschnitte durch einen jungen Oocyten mit anliegenden Nährzellen. *O*, Oocyt; *N*, Nährzellen; *m*, Mitochondrien; *i*, Idiozomreste; *ft*, Fettkugeln. (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Fig. 8. Längsschnitt durch eine Rosette. *O*, Oocyt; *N*, Nährzellen; *a.c*, chromatischer Ring von *Giardina*. (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Tafel XV.

(Präparate Fig. 10 und 11 wurden in Champys Flüssigkeit fixiert und mit der Kullschen Methode gefärbt; Präparat Fig. 13 wurde in Sublimat + Osmiumsäure fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt, Präparat 12 wurde mit der Kopschschen Methode angefertigt.)

Fig. 10, 11, 12. Teile der Längsschnitte durch das junge Ei (event. mit einem Teile des Follikelepithels); *f*, Follikelepithel; *k*, Kern; *m*, perinukleäre Chondriomschicht; *o.p*, Ooplasma; *p*, peripherische Chondriomschicht. (Oc. comp. 8. S. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Fig. 13. Längsschnitt durch einen Oocyten samt Nährzellen. *O*, Oocyt; *K*, Kern; *m*, Mitochondrien; *N*, Nährzellen. (Dieselbe Vergrößerung wie Fig. 10—12.)

Tafel XVI.

(Präparate Fig. 14, 15, 18, 19, 20, 21 wurden mit der Kopschschen Methode angefertigt, Fig. 16 und 17 wurden aus der Arbeit von Giardina reproduziert.)

Fig. 14. Ein Oocyt samt Nährzellen. *O*, Oocyt; *K*, Kern; *N*, Nährzellen; *f*, Fett. (O. comp. 8. S. hom. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss Tubuslänge 120.)

Fig. 15 und 18. Junge Oocyten samt Nährzellen (Fig. 18 Rosettenstadium). *O*, Oocyt; *N*, Nährzellen; *K*, Kern; *i*, Idiozom; *a.c*, Chromatischer Ring von Giardina; *a* Golgi-Kopschscher Apparat.

Fig. 16 und 17. Rosetten; *O*, Oocyt; *N*, Nährzellen; *a.c*, Chromatischer Ring; *i*, Idiozom (nach meiner Bezeichnung).

Fig. 19. Zwei Follikelzellen (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss Tubuslänge 120.)

Fig. 20. Ein Teil eines Längsschnittes durch das junge Ei nebst Follikelepithel. *f*, Follikelepithel; *m*, Mitochondrien im Ooplasma. (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Apert. 1.30. Zeiss, Tubuslänge 120.)

Fig. 21. Schnitt durch zwei Oogonien bald nach der Teilung. *a*, Golgi-Kopschscher Apparat; *i*, Idiozom; *K*, Kern. (Oc. comp. 8. S. homog. Imm. 2 mm. Apert. 130. Zeiss Tubuslänge 120.)

Zur gefl. Beachtung!

Zu seinem großen Bedauern sieht sich der Verlag genötigt, infolge völligen Mangels an geeignetem Papier das Erscheinen der

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

für eine hoffentlich nur kurze Zeit völlig einzustellen und ersucht Abonnenten und Mitarbeiter, hiervon Kenntnis nehmen zu wollen. Die eingegangenen, bereits abgesetzten Aufsätze werden einstweilen zurückbehalten, die noch nicht gesetzten auf einen an mich zu richtenden Wunsch zurückgesandt.

Wilhelm Engelmann, Verlagsbuchhandlung.

Typstudien über die Geschlechtsorgane einiger Mallophagengattungen.

Von

Henrik Strindberg.

(Aus dem Zootomischen Institut der Hochschule zu Stockholm.)

Mit 35 Figuren im Text.

In einer soeben erschienenen Arbeit: »Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen« (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXV. 1916) habe ich u. a. Gelegenheit gehabt, die Geschlechtsorgane der auf dem Meerschweinchen schmarotzenden Mallophagen *Gliricola gracilis* N. und *Gyropus ovalis* N. sowohl entwicklungsgeschichtlich als anatomisch zu studieren[1]. Die in dieser Arbeit hervorgebrachten Resultate lehren, daß die betreffenden Organe speziell beim Männchen sehr viel komplizierter gebaut sind, als dies bisher angegeben ist, und daß frühere Beobachtungen über dasselbe Thema allzu mangelhaft und fehlerhaft sind, um sie mit den meinigen in Einklang bringen zu können. Ich wurde dadurch auch davon überzeugt, daß unsre bisherige Kenntnis über die Geschlechtsorgane der betreffenden Insektenordnung sehr fragmentarisch ist und daß eine Revision mit Hilfe von Schnittstudien vielleicht etwas von Interesse bieten könnte. Dies gilt vor allem von den hinteren Teilen desselben, also denjenigen, die dem Ectoderm entstammen, da die mesodermalen Teile schon ziemlich gut bekannt sind und nichts Bemerkenswertes aufweisen.

Bei meiner Arbeit standen mir Repräsentanten der Gattungen *Menopon*, *Pseudomenopon*, *Nitzschia*, *Trichodectes*, *Lipeurus*, *Goniocotes*, *Docophorus* und *Nirmus* zur Verfügung, was bedeutungsvoll ist, da ich dadurch einen guten Einblick hinsichtlich der allgemeinen Organisationsverhältnisse der Geschlechtsorgane habe erhalten können.

Wie ich schon hier hervorheben will, ist der Bauplan sowohl beim Männchen als beim Weibchen der verschiedenen Arten übereinstimmend, so daß bedeutendere Variationen beim ersteren hauptsächlich

[1] Die Embryologie wurde nur an *Gyropus ovalis*-Eiern studiert.

nur mit dem Copulationsglied, beim letzteren nur mit dem Entbehren oder dem Vorhandensein einer Spermatheca und der ungleichartigen Beschaffenheit derselben in Verbindung stehen. Um längere Beschreibungen zu vermeiden, habe ich meine Darstellung daher auch an Abbildungen von Längs- und Querschnitten geknüpft und hier und da auch Rekonstruktionen gegeben, um die Verhältnisse genügend klarzulegen. Die obenerwähnten Variationen führen aber mit sich, daß der Bau der hinteren Geschlechtsteile — sowohl beim Männchen als beim Weibchen — nicht immer für eine nähere Verwandtschaft der verschiedenen Arten innerhalb derselben Gattung spricht, d. h. daß bei den Mallophagen die Geschlechtsorgane nicht überall gut dazu dienen können, die Verwandtschaftsbeziehungen näher zu beleuchten. Die größten Variationen habe ich z. B. bei der Gattung *Menopon* gefunden, von deren Repräsentanten *Menopon pallidum* und *Menopon mesoleucum* untersucht wurden. Hier sind es auch die Weibchen, die einer beträchtlichen Variation unterworfen sind, indem z. B. bei ersterem eine Spermatheca fehlt, bei letzterem dagegen als eine bedeutende Bildung uns entgegentritt und dadurch eher ihre Verwandtschaft mit *Pseudomenopon* dokumentiert. Nun will ich aber auch darauf aufmerksam machen, daß sicherlich Zwischenformen existieren, so daß die verschiedenen Arten oder Typen einer Gattung durch solche miteinander vereinigt werden können. Um dieses zu entscheiden, müssen natürlich sämtliche Repräsentanten einer Gattung untersucht werden und unter gleichzeitiger Berücksichtigung andrer Organsysteme eine systematische Aufstellung erhalten. Der Zweck dieser Arbeit ist indessen nur ein Typstudium und meine Absicht nur, unsre Kenntnis einiger Mallophagentypen hinsichtlich der Geschlechtsorgane zu befördern.

Betreffs der technischen Behandlung der Tiere und des Verfahrens bei Zerlegung in Schnitte verweise ich auf meine vorläufige Mitteilung dieser Arbeit (Zool. Anz. Bd. XLVIII).

Die von mir untersuchten Repräsentanten der obenerwähnten Gattungen sind folgende:

Unterordnung Amblycera.

Fam. Menoponidae:
1. *Menopon pallidum* N.
2. *Menopon mesoleucum* N.
3. *Pseudomenopon tridens* N.
4. *Nitzschia tibialis* Piag. (♂).

Unterordnung Ischnocera.

Fam. Trichodectidae: 5. *Trichodectes climax* N.
6. *Trichodectes crassus* N.
Fam. Lipeuridae: 7. *Lipeurus variabilis* N.
Fam. Goniodidae: 8. *Goniocotes hologaster* N. (♂).
9. *Goniocotes compar* N.
Fam. Docophoridae: 10. *Docophorus ocellatus* N.
11. *Docophorus pertusus* N.
12. *Nirmus uncinosus* N.

Hinsichtlich der von mir verwandten Terminologie ist folgendes für das Männchen zu bemerken.

1. Mit Copulationsglied (*cop*), Penis, meine ich eine für gewöhnlich mächtig entwickelte Ringfalte, die in einer tiefen Einstülpung der Hypodermis, dem Genitalraum (*gr*), verborgen liegt. Vgl. SNODGRASS, Fig. 9 (1899).

2. Das Innenblatt der Ringfalte stellt der Ductus ejaculatorius (*de*) dar, der also an der Spitze des Copulationsgliedes mit der Geschlechtsöffnung (*gö*) mündet, an der Innenseite mit Chitinzähnchen ausgerüstet ist und vorn die vier Ectadenien trägt[1].

3. Bei der Begattung wird das Copulationsglied ausgestülpt und erscheint teilweise außerhalb des Genitalraumes. Gleichzeitig findet eine beträchtliche Längenzunahme auch in einer andern Weise statt, indem auch der distale Teil eine Ausstülpung erfährt und dann meistens ballonförmig und mit nach außen gewandten Chitinzähnchen, falls solche vorhanden sind, an der Spitze des Copulationsgliedes erscheint.

4. Die Parameren (*p*) ist eine früher verwandte Bezeichnung zweier freier oder miteinander basal vereinigter Stäbchenbildungen an der Ventralwand des Copulationsgliedes.

5. Der Basalplattensack (*bps*) ist ein immer einheitliches ivertikel des Genitalraumes nach vorn und ventral vom Copulationsglied, der innen stark chitinisiert ist und schon früher als Basalplatte bezeichnet worden ist[2].

Für das Weibchen habe ich mit SNODGRASS (1899) die Bezeichnung Genitalraum (*gr*), »genital chamber«, für den distalen Teil der Vagina beibehalten, da er teilweise eine Neubildung repräsentiert, wie es meine Studien an den Larvenstadien bei *Gyropus ovalis* gelehrt haben.

[1] Auch die primäre Geschlechtsöffnung bei den Larven habe ich mit *gö* bezeichnet.

[2] Die Basalplatte ist natürlich die Chitinbekleidung des Divertikels.

Amblycera.

1. *Menopon pallidum* N.

a. Männchen.

Die männlichen Geschlechtsorgane von *Menopon pallidum* habe ich auch entwicklungsgeschichtlich studiert und dabei meine Aufmerksamkeit nur den ectodermalen Teilen gewidmet. In Fig. 1 ist ein medianer Sagittalschnitt durch den Hinterkörper eines *Menopon*-Männchens in einem frühen Larvenstadium wiedergegeben. Wir finden hier noch die Tergite und Sternite in ihrer ursprünglichen Lage zueinander. Das letzte, d. h. zehnte, Tergit dehnt sich etwas nach hinten über die freie Spitze des entsprechenden Sternites aus und

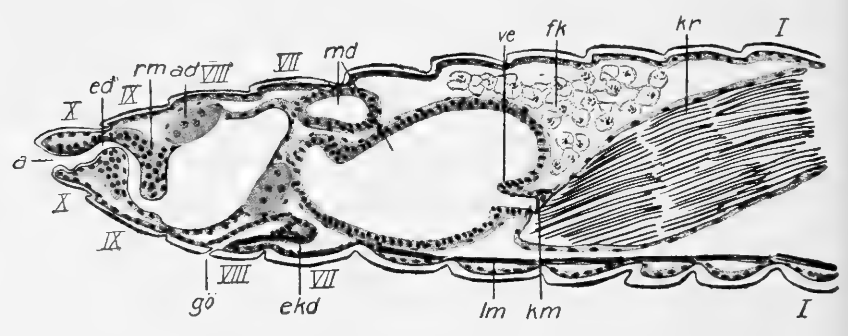


Fig. 1[1].

Vergr. Oc. 18, Obj. 3. Die Buchstabenbezeichnung für sämtliche Figuren befindet sich am Ende der Abhandlung S. 653.

begrenzt mit diesem zusammen die schlitzförmige Analöffnung (*a*). Von hier geht nach vorn der ziemlich lange Enddarm (*ed*), der im Innern zwei besonders gut entwickelte und von einer kräftigen Ringmuskulatur (*rm*) gestützte Falten aufweist, um zuletzt in die große und wie gewöhnlich mit sechs Analdrüsen (*ad*) versehene Analblase einzumünden.

Noch mehr nach vorn erscheint der zweimal getroffene Mitteldarm (*md*) neben der Valvula cardiaca (*vc*) und dem Kaumagen (*km*) mit Chitinzähnchen sowie der Kropf (*kr*) mit Federresten.

Ventral findet sich zuletzt die Anlage der ectodermalen Geschlechtsteile. Dieselbe entsteht hier wie gewöhnlich durch eine Einstülpung der Hypodermis und ist in diesem Stadium schon eine Strecke weit

[1] Die Figuren sind alle mit Reicherts Mikroskop und Leitz' Zeichnungsapparat gezeichnet.

nach vorn gedrungen. Die Mündung (*gö*) der Einstülpung ist sehr schmal und befindet sich etwa in der Mitte im Sternite des VIII. Abdominalsegmentes. Dies ist bemerkenswert, denn bei *Gliricola* finden wir dieselbe zwischen dem neunten und zehnten Abdominalsternite, was mit den Verhältnissen bei den Termiten (Holmgren, 1908) übereinstimmt, während bei den Ischnoceren, *Lipeurus* und *Goniocotes*, die Mündung im vierten Abdominalsternite liegen soll (Nusbaum, 1882). Hinsichtlich der Lage der betreffenden Mündung scheint also eine große Variation zu herrschen.

Die Differenzierung der eingestülpten Hypodermispartie in verschiedene Teile ist in dem betreffenden Stadium auch ziemlich weit vorgeschritten. Die Wände in der Nähe der Einstülpungsmündung sind dünn und weisen nichts Bemerkenswertes auf. Mehr nach vorn aber werden sie dicker und sind distal jederseits blasenförmig auf-

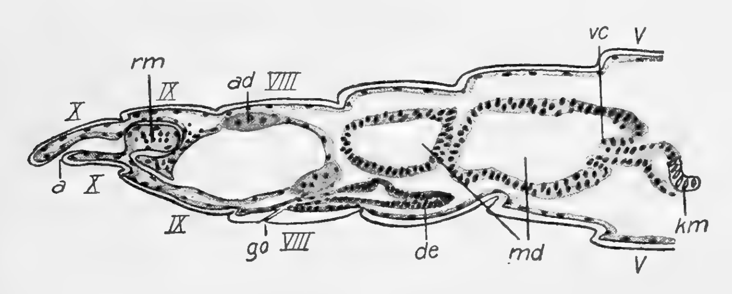


Fig. 2.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

getrieben. Die beiden Blasen sind in Längsschnitten dreieckig und treten besonders gut an lateral von der Medianlinie gelegenen Schnitten hervor. Sie stellen die Anlagen der beiden primären Ectadenien (*ekd*) dar, während der Rest der eingestülpten Partie den Ductus ejaculatorius, das Copulationsglied nebst den Wänden des Genitalraumes liefern wird.

In dem etwas älteren Larvenstadium Fig. 2 finden wir obenerwähnte Verhältnisse noch wieder. Nur ist die eingestülpte Hypodermispartie mehr nach vorn gedrungen als vorher und besitzt eine rohrförmige Gestalt. Die beiden primären Ectadenien sind aber hier nicht getroffen, da sie sich lateralwärts entwickelt haben. In der dorsalen Wand der rohrförmigen Bildung ist eine unpaare, mediane Ausstülpung erschienen, deren Vorderwand die Anlage einer in späteren Stadien deutlich hervortretenden Falte, die Dorsalfalte des Copulationsgliedes, liefert. Die betreffende Falte ist in dem noch älteren Larvenstadium Fig. 3 kräftig

entwickelt und schiebt sich als eine etwa horizontal gestellte Doppellamelle eine Strecke weit nach hinten. Auch ventral ist hier eine ähnliche Falte von derselben Größe erschienen. Die beiden Falten repräsentieren zusammen wie bei *Gliricola* und *Gyropus* die Anlage des Copulationsgliedes (*cop*) und stellen, wie es Querschnitte lehren, in der Tat auch bei *Menopon* eine Ringfalte dar. Zwischen den beiden Falten befindet sich in der Fig. 3 der nach vorn rohrförmig verlängerte Ductus ejaculatorius (*de*), der proximal die vier lateral gelegenen Ectadenien trägt.

Die Anlage des Copulationsgliedes ist stark in die Tiefe des Hinterkörpers versenkt, während gleichzeitig die Geschlechtsöffnung (*gö*) nach hinten gerückt ist und sich nunmehr in der Nähe der Analöffnung (*a*) befindet. Dies bedeutet eine starke Verkürzung der zwischen den bei-

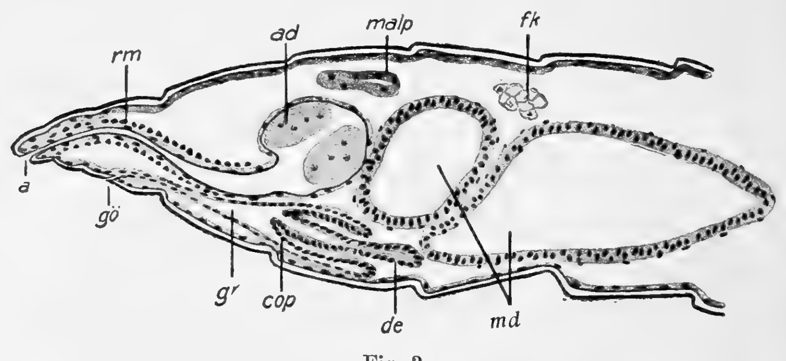


Fig. 3.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

den Öffnungen gelegenen Sternite des IX. und X. Abdominalsegmentes, so daß die Segmentgrenzen jetzt nicht so deutlich wie früher hervortreten, und weiter, daß die Geschlechtsöffnung mit der Anlage des Copulationsgliedes durch ein langes, dünnwandiges und nach hinten stark verschmälertes Rohr verbunden ist. Letzteres bildet den größten Teil des Genitalraumes (*gr*). Hier ist noch zu bemerken, daß der Enddarm in diesem Stadium keine Falten mehr aufweist und ein schwach gekrümmtes Rohr bildet. Die Veränderungen von Stadium Fig. 1 bis zum Stadium Fig. 3 gehen sofort aus einem direkten Vergleich zwischen den erwähnten Figuren hervor.

Bei der von mir in den Larvenstadien hinsichtlich der Entstehung der Ectodermteile der männlichen Geschlechtsorgane untersuchten *Gliricola* finden wir ebenfalls ähnliche Stadien wieder. So entspricht das Stadium Fig. 1 bei *Menopon* dem Stadium Fig. 21, Zeitschr. f. wiss.

Zool. CXV, S. 416, bei *Gliricola*, obschon, wie ich schon oben bemerkt habe, die Geschlechtsöffnung in dem Sternit des VIII. Abdominalsegmentes bzw. zwischen den Sterniten des IX. und X. Abdominalsegmentes sich befindet. Eine noch deutlichere Übereinstimmung können wir zwischen *Menopon* und *Gliricola* in dem Stadium Fig. 3 bzw. Stadium Fig. 22 beobachten. Ein Unterschied liegt nur darin, daß bei *Menopon* ein Basalplattensack noch nicht entwickelt ist. Derselbe entsteht aber schon im nächsten Stadium, indem die Basalpartie der ventralen Lamelle des Copulationsgliedes wie bei *Gliricola* rasch einen stark abgeplatteten Divertikel nach vorn aussendet. Durch Chitinausscheidung an der Innenseite wird auch später die Basalplatte gebildet (vgl. Fig. 4, *bps* bzw. *bp*).

Das definitive Aussehen der ectodermalen Geschlechtsteile des *Menopon*-Männchens ist in dem medianen Längsschnitt Fig. 4 wieder-

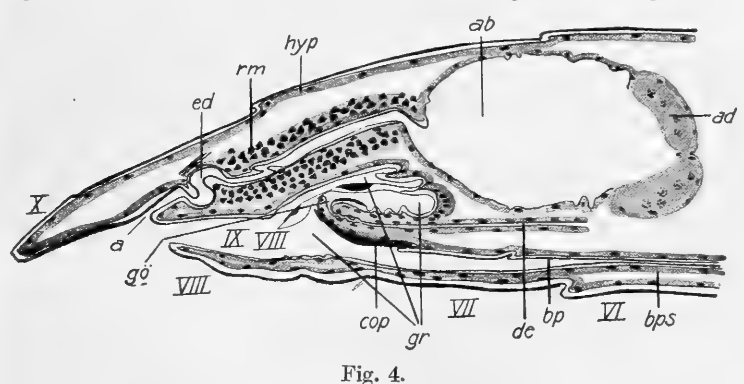


Fig. 4.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

gegeben. In der ventralen Hälfte der betreffenden Figur finden wir das nunmehr ziemlich stark chitinisierte Copulationsglied (*cop*). Speziell an der Ventralseite ist die Chitinisierung sehr stark; dies gilt auch für eine kleinere Dorsalpartie, wie es aus der Figur hervorgeht. Das Copulationsglied selbst ist nunmehr außerdem abgeplattet und etwas in die Länge gestreckt. Dies gilt vor allem von der ventralen Lamelle, die in ihrer hinteren Partie ein wenig nach oben gebogen ist, so daß die Mündung des Copulationsgliedes nach der Dorsalseite des Tieres schaut. Unterhalb des betreffenden Organs finden wir eine Strecke weit nach vorn den Basalplattensack (*bps*) nebst Basalplatte (*bp*), ohne daß wir eine Grenze zwischen dem Basalplattensack und dem nach hinten gelegenen Genitalraum (*gr*) beobachten können. Dies ist ja aber recht natürlich, da erstere als die direkte, allerdings divertikel-

artige Fortsetzung des letzteren betrachtet werden darf, wie ich schon früher bemerkt habe. Die beiden segmentgrenzenähnlichen kleinen Falten in der dorsalen Wand des gemeinsamen Hohlraumes sind ganz gewiß sekundäre Bildungen. Die distale derselben tritt schon in dem Stadium Fig. 3 hervor, ist aber nur an Schnitten, die lateral von der Medianlinie geführt sind, ersichtlich. Auch dorsal in der Wand des Copulationsgliedes finden wir einige nacheinander gelegene Falten, die doch sicherlich beim Fixieren hervorgerufen sind.

In demjenigen Teil des Genitalraumes, der dorsal vom Copulationsglied ersichtlich ist, finden wir zwei lamellenartige Bildungen, die in früheren Stadien nicht vorhanden waren. Die am meisten ventral gelegene ist sehr lang, an zwei Stellen dorsal stärker chitinisiert und dehnt sich nach hinten eine Strecke weit über die Mündung (*gö*) des Copulationsgliedes aus, während die dorsale verhältnismäßig sehr kurz bleibt. Von den beiden Bildungen, die ebenfalls sicherlich sekundär entstanden sind, ist erstere auch an Querschnitten kräftig entwickelt und besitzt eine bedeutende Breite (vgl. unten die Beschreibung über die Querschnittbilder, Fig. 5).

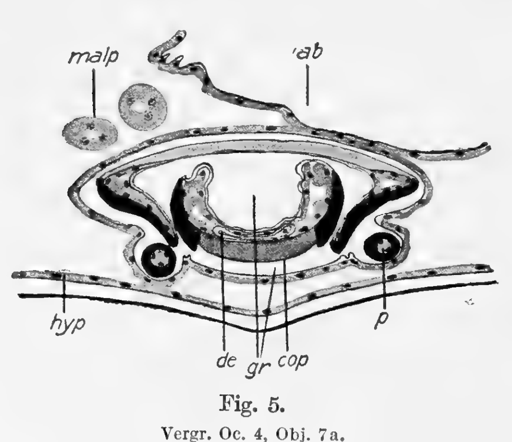


Fig. 5.
Vergr. Oc. 4, Obj. 7a.

An der betreffenden Fig. 4 ist weiter zu bemerken, daß die Mündung des Genitalraumes nunmehr dicht unterhalb der Analöffnung (*a*) liegt und daß letztere wie eine Strecke weit nach vorn gerückt ist und dadurch von dem letzten (X.) Abdominalsegment überdeckt wird. Dies bedeutet wahrscheinlich, daß teils das letzte (X.) Abdominalsegment nach hinten, unten und vorn ausgedehnt ist, wodurch die Analöffnung eine mehr nach vorn geschobene Lage einnehmen muß, teils auch, daß die untere (ventrale) Wand der Geschlechtsöffnung in dem Stadium Fig. 3 nach hinten gerückt ist unter gleichzeitiger Verlängerung und Vergrößerung der hinteren Körpersegmente, ähnlich wie ich es für das *Gyropus*-Weibchen beschrieben habe. Diesem Erklärungsversuch gemäß ist die dorsale Wand des gemeinsamen Genitalraumes, in dem das Copulationsglied verborgen liegt, von den Sterniten des X. und IX. sowie

von der Hinterpartie des Sternites des VIII. Abdominalsegmentes zusammengesetzt, während die ventrale Begrenzung der Mündung des Genitalraumes von der Vorderpartie des Sternites des letzteren Segmentes repräsentiert wird, ganz wie es bei dem *Gyropus*-Weibchen der Fall war[1].

Zuletzt ist in dem Stadium Fig. 4 noch zu bemerken, daß der Enddarm im Innern wieder einige große Falten aufweist, obschon andersartig gelegen als vorher. Die ringförmige Muskulatur desselben Darmteiles ist wie früher sehr kräftig entwickelt.

Um unsre Vorstellung über den Bau und die Beschaffenheit der ectodermalen Geschlechtsteile zu vervollständigen, ist es indessen notwendig, auch Querschnitte, die durch verschiedene Zonen des Hinterkörpers gelegen sind, zu studieren. Wir beginnen mit dem Querschnitt Fig. 5, der durch die proximale Partie des Copulationsgliedes (*cop*) in Fig. 4 geführt ist, wo derselbe ventral den stärker chitinisierten Teil aufweist. Dorsal in dem betreffenden Querschnitt finden wir die Analblase (*ab*) nebst zwei Malpighischen Gefäßen (*malp*), während ventral eine Partie der Hypodermis (*hyp*) nebst Chitinschicht wiedergegeben ist. In der Mitte begegnen wir dem großen mit Chitin ausgekleideten Genitalraum (*gr*), der ventral zwei rundliche Ausstülpungen besitzt und dessen Lumen übrigens von einer dorsalen und einer ventralen Lamellenbildung stark eingeengt erscheint. Letztere stellt das Copulationsglied (*cop*) dar.

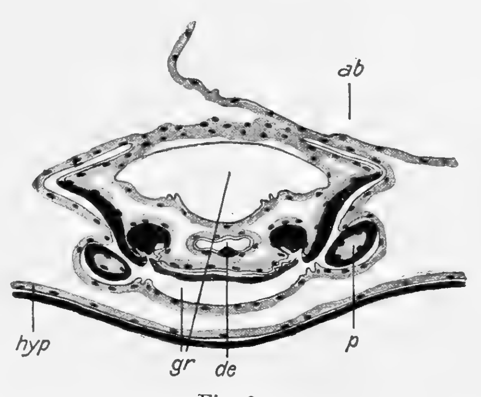


Fig. 6.
Vergr. Oc. 4, Obj. 7a.

In den beiden soeben erwähnten Ausstülpungen ist jederseits eine rundliche, stark chitinisierte Bildung (*p*) ersichtlich. Sie stellen die beiden Parameren dar, die ich für *Gliricola* und *Gyropus* näher beschrieben habe, obschon sie bei diesen Mallophagen nicht wie bei *Menopon* in der Wand des Genitalraumes eingesenkt waren. Die Parameren sind bei *Menopon* ziemlich langgestreckte Bildungen, die ventral vom Copulationsglied sich nach vorn strecken, um zuletzt an den Seitenwänden derselben zu wurzeln. Ihre Basalpartie ist in dem Querschnitt

[1] **Der Genitalraum ist also gewissermaßen eine Neubildung.**

Fig. 7 (p) zu sehen. Hier liegen sie auch nicht länger in der Wand des Genitalraumes eingesenkt, wenigstens nicht in demselben Grade wie vorher. In dem Querschnitt Fig. 6, der zwischen dem Querschnitt Fig. 5 und 7 liegt, finden wir die Parameren in ihrer früheren Lage in der Tiefe; sie sind aber hier nicht länger rundlich, sondern etwas abgeplattet.

Ein Vergleich mit den Parameren bei *Gliricola* und *Gyropus* lehrt, daß speziell erstere große Ähnlichkeiten mit *Menopon* aufweist. Dies gilt vor allem von der Art der Befestigung am Copulationsglied, indem die Parameren in beiden Fällen der ganzen Länge nach freie Bildungen sind, die nicht proximal wie bei *Gyropus* in einer gemeinsamen Basalpartie vereinigt werden. Ihrer Lage gemäß am Copulationsglied gehören sie bei *Menopon* dem VIII. Abdominalsegmente an und sind wohl demgemäß nicht ganz mit den Parameren bei *Gliricola* und *Gyropus* vergleichbar.

Wir kehren nun zu dem Querschnitt Fig. 5 zurück, um die beiden Lamellenbildungen zu besprechen, von denen ja die ventrale das Copulationsglied repräsentiert. Letzteres ist hier stark nach oben halbmondförmig gebogen und zeigt in der ventralen Wand eine starke Chitinisierung. Dies ist speziell lateral der Fall, wo die stärker chitinisierten Partien mit Tiefschwarz wiedergegeben sind, während der median gelegenen Chitinbekleidung ein grauer Ton gegeben ist. Die Chitinbekleidung an der Dorsalseite ist sehr viel dünner und deutlich gefaltet (vgl. den medianen Sagittalschnitt Fig. 4).

In der Mitte der soeben besprochenen Bildung ist eine ziemlich breite und dorso-ventral stark abgeplattete Chitinschicht zu sehen, deren Matrixlager nach außen liegt. Diese repräsentiert natürlich das innere Blatt der Ringfalte des Copulationsgliedes und geht nach vorn unmittelbar in die Wand des eigentlichen Ductus ejaculatorius über, ohne daß letzterer als eine kurze Ringfalte nach hinten in das Lumen des Copulationsgliedes wie bei *Gliricola* und *Gyropus* hervorspringt. Eine scharfe Grenze ist also hier nicht zu ziehen. Der Ductus ejaculatorius ist in den folgenden Querschnitten Fig. 6—8 bei *de* ersichtlich. In dem Querschnitt Fig. 6, der durch die Basalpartie des Copulationsgliedes gelegt ist, finden wir den Ductus ejaculatorius mit ziemlich stark erweitertem Lumen und nicht so breit wie vorher. Auch ist die Chitinisierung in der ventralen Medianlinie hier ziemlich kräftig und erscheint als eine dreieckige, tiefschwarze Partie, die höckerartig in das Lumen hervordringt.

In den noch mehr nach vorn gelegenen Querschnitten Fig. 7 und 8

ist der Ductus ejaculatorius in Fig. 7 etwas halbmondförmig nach unten gebogen, während in der Fig. 8 die früheren Verhältnisse wiederkehren; in beiden ist die soeben erwähnte, stärker chitinisierte Stelle in der ventralen Medianlinie zu sehen, tritt aber nicht in demselben Maße wie früher hervor.

Um unsre Darstellung zu vervollständigen, haben wir noch die dorsale Lamelle nebst Chitinstücken sowie den Basalplattensack mit Basalplatte zu besprechen.

Wie oben erwähnt wurde, ist erstere in dem Querschnitt Fig. 5 zu sehen und stellt hier eine mächtig entwickelte Partie von bedeutender Breite dar, die durch die stark nach unten und innen gebogenen Seitenteile das Copulationsglied von oben her umfassen und durch

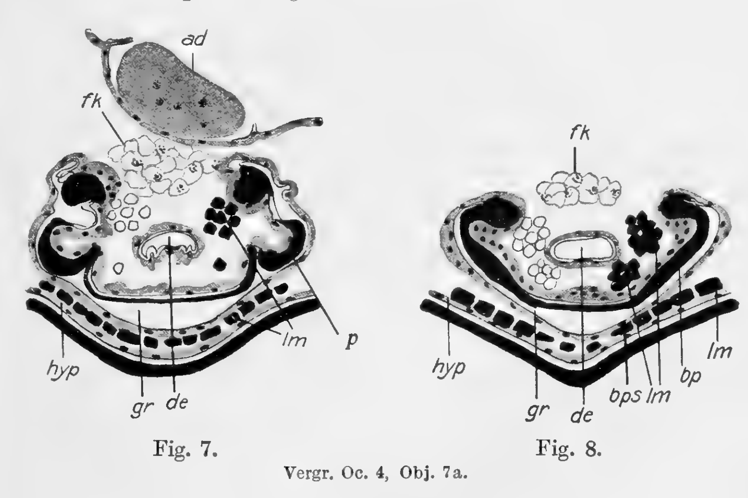


Fig. 7. Fig. 8.

Vergr. Oc. 4, Obj. 7a.

eine oder zwei nach hinten gerichtete Ausstülpungen von der dorsalen Vorderwand des das Copulationsglied beherbergenden Genitalraumes (*gr*) entstanden ist (vgl. Fig. 4). Wir sehen demgemäß auch in den lateralen Teilen der einheitlichen Lamelle deutlich die in zwei Blätter gespaltene Matrixschicht, während dies dorso-median gar nicht in demselben Maße der Fall ist. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß es, wie ich soeben angedeutet habe, um zwei Ausstülpungen sich handelt, die miteinander median verschmolzen sind. Die Wand der Lamelle weist eine sehr starke Chitinisierung auf, was speziell für die nach außen gelegenen Seitenwände der Fall ist. Dies gilt ebenfalls für die nach oben gewandte Dorsalwand, nur aber in einigen wenigen Querschnitten, die demgemäß durch die proximale linsenförmige Chitinverdickung der betreffenden Lamelle in Fig. 4 geführt sind.

In dem folgenden Querschnitt Fig. 6 ist die Lamelle natürlich nicht mehr als eine selbständige Bildung ersichtlich, da hier die Basalpartie des Copulationsgliedes geschnitten ist. Demgemäß ist dorsal die Lamelle wie unterbrochen und nur die Seitenteile, d. h. vor allem die starken lateralen Chitinpartien, treten noch in Spuren als starke Chitinstützen von demselben Aussehen wie vorher in den Seitenteilen eines einheitlichen Organs hervor. Die Konturen des in dem Querschnitt Fig. 5 gemeinsamen Genitalraumes werden dadurch natürlich in dem Querschnitt Fig. 6 stark abgeändert und der Raum deutlicher in eine dorsale und eine ventrale Partie zerlegt. Erstere ist ziemlich stark erweitert, mit einer dünnen Chitinschicht ausgekleidet und entspricht dem kleinen Divertikel, das dorsal in dem Längsschnitt Fig. 4 zwischen dem Copulationsglied und der dasselbe überdeckenden Lamelle eine Strecke nach vorn hervordringt. Letztere ist ziemlich englumig, nach oben stark gekrümmt und besitzt in der dorsalen Wand die obenerwähnten der dorsalen Lamelle zuzurechnenden Chitinstützen. Dazu kommen hier zwei rundliche Chitinpartien jederseits in der Tiefe einer kleinen Einstülpung in der Dorsalwand des betreffenden Hohlraumes. Sie repräsentieren jederseits eine Fortsetzung nach vorn von den beiden stark chitinisierten Seitenteilen des Copulationsgliedes in dem Querschnitt Fig. 5 und sind in dem nächsten Querschnitt Fig. 7 nicht mehr ersichtlich. Hier können wir aber dorsal von den stark chitinisierten Basalpartien der beiden Parameren (*p*) zwei neue Chitinstützen in der Wand des gemeinsamen Organes beobachten. Sie gehören aber der Basalplatte, die in dem nächsten Querschnitt Fig. 8 (*bp*) hervortritt, an, und stellen die oberen kugelförmigen Chitinpartien derselben dar. In den beiden letzteren Querschnitten ist das dorsale Divertikel nicht mehr getroffen und nur die ventrale Hälfte des Genitalraumes erscheint, so daß wir in dem Querschnitt Fig. 8 die Einmündungsstelle des eigentlichen Basalplattensackes (*bps*) vor uns haben. Die an der Innenseite desselben ausgeschiedene Basalplatte (*bp*) ist, wie es aus der Figur hervorgeht, nach oben stark gebogen und dorsal stark chitinisiert, während die Chitinschicht ventral wie gewöhnlich sehr viel dünner bleibt. Im Prinzip ist also der Basalplattensack nebst der Basalplatte ganz wie bei *Gliricola* und *Gyropus* gebaut.

Im großen und ganzen können wir auch ähnliches hinsichtlich des allgemeinen Bauplans der ectodermalen, männlichen Geschlechtsteile, wenigstens bei *Menopon* und *Gliricola*, aussprechen. Dies gilt aber in ausgedehnterem Maße nur für die Larvenstadien der letzteren Mallophage, während die völlig geschlechtsreifen männlichen Tiere

einen komplizierteren Bau hinsichtlich der betreffenden Geschlechtsteile aufweisen. Wir können dies so ausdrücken, daß *Menopon* in dem Bau der fraglichen Organteile einem Larvenstadium bei *Gliricola* entspricht und dieses Larvenstadium ist in meiner früheren Arbeit über die Mallophagenanatomie etwa in der Fig. 22 repräsentiert. Ein Vergleich zwischen *Menopon*, Fig. 4 oder 3, und *Gliricola*, Fig. 22, zeigt, daß die Ähnlichkeit eine sehr große ist und daß diese erst später und zwar durch Ausbildung weiterer Falten bei *Gliricola* verloren geht, so daß hier zuletzt das in Fig. 24 und 25 der zitierten Arbeit wiedergegebene Endstadium erreicht wird. Bei *Gliricola* gehen jedoch die erwähnten neuen Falten aus den beiden in der Fig. 22 ersichtlichen hervor, so daß wohl die Copulationsglieder bei *Gliricola* und *Menopon* direkt miteinander vergleichbar sind. Demgemäß stellt bei *Menopon* die oben besprochene große Lamelle oberhalb des Copulationsgliedes eine Neubildung dar, die nichts mit der dorsalen Lamelle des Copulationsgliedes bei *Gliricola* in Fig. 22 zu tun hat.

Der wichtigste Unterschied zwischen *Menopon* einerseits, *Gliricola* und *Gyropus* anderseits scheint daher darin zu bestehen, daß der Ductus ejaculatorius beim ersteren keine Ringfalte bildet, die nach hinten in das Lumen des Copulationsgliedes, d. h. in das Lumen seiner Distalpartie, hervorspringt (vgl. *Gliricola* und *Gyropus*, Fig. 24, *rde*, bzw. 28), sondern direkt in das innere Blatt der Ringfalte des Copulationsgliedes übergeht. Die vier Ectadenien sind bei *Menopon* ziemlich kurze Bildungen und weisen nichts Bemerkenswertes auf.

2. *Menopon mesoleucum* N.

a. Männchen.

Wie soeben hervorgehoben wurde, sind die männlichen Geschlechtsorgane bei *Menopon pallidum* sehr einfach gebaut. Um so mehr muß es daher verwundern, daß wir bei einer andern *Menopon*-Art, *Menopon mesoleucum*, sehr viel komplizierteren und eigenartigeren Verhältnissen begegnen. Wie es sofort aus dem medianen Sagittalschnitt Fig. 9 hervorgeht, ist die Ähnlichkeit mit *Nitzschia tibialis* (Fig. 11) eine sehr große. Das Copulationsglied (*cop*) ist außerordentlich kräftig entwickelt, stark chitinisiert und liegt in einem großen Genitalraum (*gr*) versteckt. In dem Längsschnitt besteht er aus einer dorsalen und einer ventralen Lamelle, von denen erstere mehr abgeplattet ist und nach hinten in einer langen, kräftig chitinisierten Spitze ausläuft, so daß die schmale Geschlechtsöffnung (*gö*) überdeckt wird. Die ventrale Lamelle besitzt unten eine wohlentwickelte Falte (*p*), die tatsächlich eine

gemeinsame Basalpartie der beiden lateral gelegenen, großen Parameren bildet. Die Basalpartie der letzteren ist in dem Querschnitt Fig. 10 mit *p* bezeichnet. Die gegeneinander gerichteten Wände der beiden Lamellen bilden zahlreiche, gut chitinisierte und mit Chitinzähnchen besetzte Falten, die ineinander greifen und mehr proximal immer größer und komplizierter werden. Eine derselben entspringt proximal und dehnt sich in horizontaler Richtung nach hinten bogenförmig aus, um zuletzt eine kräftig chitinisierte, freie Spitze zu bilden. Diese schmale, freie Partie der Falte ist in der Fig. 9 mit *f* bezeichnet. Ventral von der Basalpartie der betreffenden Faltenbildung bemerken wir den mit einer starken Ringmuskelschicht ausgerüsteten Teil de_2

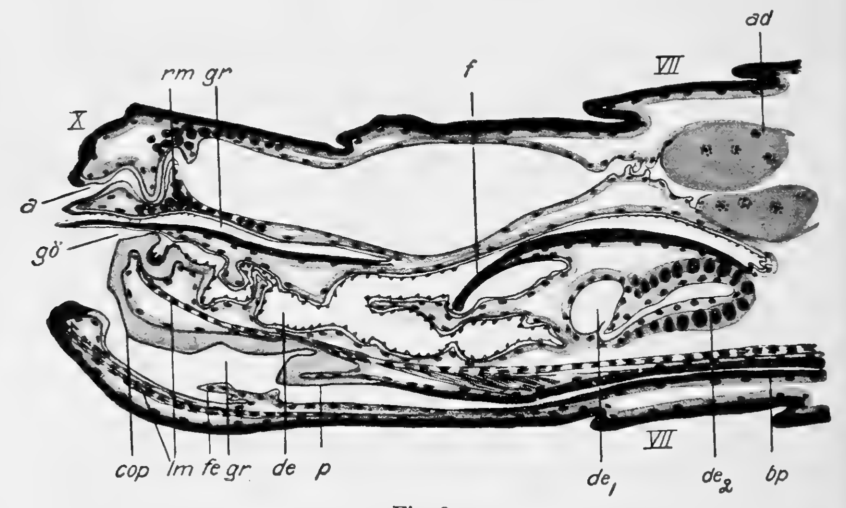


Fig. 9.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

des eigentlichen Ductus ejaculatorius. Aus dem vorliegenden Schnittbild ist auch die sehr starke, stäbchenförmige Basalplatte (*bp*), sowie die kleine Falte *fe* zu bemerken (vgl. *Lipeurus*, Fig. 19). Eine noch bessere Vorstellung über die hier geschilderten Verhältnisse erhalten wir durch den Querschnitt Fig. 10, der etwa durch die gemeinsame Basalpartie der beiden Parameren (*p*) geführt ist. Hier ist aber zu bemerken, daß in diesem Tierchen die Falte *f* in Fig. 9 mehr nach hinten gelegen sein muß, da sie gleichzeitig mit den betreffenden Paramerenteilen in demselben Querschnitt erscheint. Wie es die Figur lehrt, sind auch die Seitenwände des Copulationsgliedes stark chitinisiert und das stark eingeengte Lumen (*de*) des Ductus ejaculatorius hebt besser als eine Beschreibung die Menge der Faltenbildungen hervor. Lateral finden wir stärker

chitinisierte und daher mit schwarz ausgezeichnete Wandpartien, sowie etwa median die quer geschnittene, schräg gestellte Falte *f*. Mehr nach vorn gelegene Querschnitte derselben Serie zeigen, wie die freie Faltenspitze *f* in eine immer etwas lateral gelegene, schmale und stärker chitinisierte Wandpartie einer großen Falte übergeht, wie dies in Zusammenhang mit der früheren Figur beschrieben wurde.

Ich ergreife hier die Gelegenheit, auch etwas über den proximalen Teil des Ductus ejaculatorius zu erwähnen, ehe er in die vier wohlentwickelten und lateral geschobenen Ectadenien übergeht. Dieser Teil ist stark erweitert, besitzt sehr viel dünnere Wände als der distale Teil und hat an der Innenseite eine stark lichtbrechende, dicke Schicht chitinöser Natur ausgeschieden. Wir haben es also hier mit einem der ganzen Länge nach mit Chitin ausgekleideten Ductus ejaculatorius zu tun. Nur die Ectadenien sind chitinfrei. Ich will auch hier bemerken, daß die lichtbrechende Chitinschicht in meinen Präparaten durch einen ziemlich weiten Zwischenraum von einer zweiten, dicht an das Epithel gedrückten Chitinschicht geschieden ist, so daß erstere wie eine cylindrische und freie Kapsel die zahlreichen hier befindlichen Spermatozoenbündel umgibt.

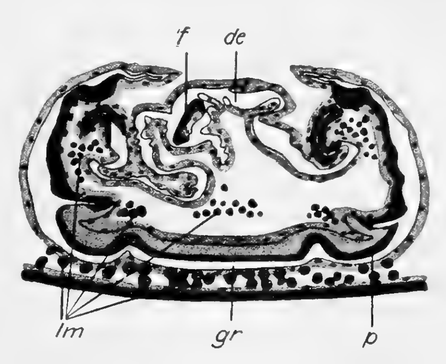


Fig. 10.
Vergr. Oc. 2, Obj. 7a.

3. *Pseudomenopon tridens* N.

a. Männchen.

Wir haben es hier mit einer Mallophage zu tun, deren männliche Geschlechtsorgane schon von Mjöberg (1910) kürzlich beschrieben wurden. Er sagt darüber u. a.: Die Vesicula seminalis ist von charakteristischer Gestalt, deutlich durch eine Mittelfurche sowie auch durch eine tiefe Ausrandung an dem oberen Ende zweigeteilt; an dem unteren Ende bemerkt man zwei kleine, blasenförmige, accessorische Gebilde, die fast mit der Samenblase verwachsen sind, über deren Natur ich noch nicht im klaren bin ...« Die Parameren sind lang und fast gleichbreit, ein wenig gebogen. »Der Präputialsack ist sehr gut entwickelt, mit feinen Chitinhöckerchen versehen. Der Penis ist breit keilförmig, gut chitinisiert.« l. c. S. 242.

Nach meinen Untersuchungen an Schnitten habe ich folgendes ermitteln können: Die Ectadenien (Vesicula seminalis, nach Mjöberg) sind wie gewöhnlich vier und liegen dicht aneinander gedrückt. Die beiden medianen sind groß, während die beiden lateralen wie gewöhnlich kleiner bleiben. Letztere entsprechen den beiden obenerwähnten »blasenförmigen, accessorischen Gebilden«. Das Copulationsglied ist mächtig entwickelt und erinnert sehr an dasjenige bei *Menopon mesoleucum* (vgl. Fig. 9), weshalb ich keine besondere Abbildung zu geben brauche. Wie bei letzterer Mallophage sind die Innenwände desselben dicht mit Chitinzähnchen besetzt und mit zahlreichen, mehr oder minder unregelmäßig angeordneten Faltenbildungen versehen, die ineinander greifen und dadurch ein Studium beträchtlich erschweren. Speziell hervortretend sind aber vor allem dicke Chitinschienen, die proximal gelegen sind und stärker chitinisierte schmale Partien längslaufender Faltenbildungen in der Nähe der Mündung des eigentlichen Ductus ejaculatorius repräsentieren (vgl. *Menopon mesoleucum*, Fig. 9 *f* bzw. Fig. 10 *f*). Diese entsprechen sicherlich dem »breit keilförmigen, gut chitinisierten Penis« nach der Beschreibung Mjöbergs. Die Parameren sind ziemlich kurz, an den Außenwänden gut chitinisiert und gehen von den Seiten des Copulationsgliedes als zwei selbständige, schmale und abgeplattete Lamellbildungen aus. Sie stehen also nicht mit der Basalplatte in Verbindung wie es die Fig. 133 Mjöbergs veranschaulicht, sondern gehen von dem Copulationsglied nach hinten von dieser aus. Wahrscheinlich sind sie daher mit zwei ventralen, stäbchenförmigen Chitinverdickungen in den ventralen oder zwei breiteren Chitinverdickungen in den lateralen Teilen des Copulationsgliedes verwechselt oder es handelt sich um die Seitenteile der dorsalen Lamelle des Copulationsgliedes, die median sehr dünn ist, lateral aber beträchtlich verdickt und ziemlich stark chitinisiert wird. Die Basalplatte ist hier ziemlich breit, wie es schon der erwähnte Verfasser abgebildet hat (vgl. Fig. 133, l. c.).

4. *Nitzschia tibialis* Piag.

Von dieser sehr interessanten Art habe ich leider nur ein einziges Männchen zur Verfügung gehabt, von dem ich in der Fig. 11 einen medianen Längsschnitt wiedergebe. Die große Ähnlichkeit tritt in einigen Punkten klar zutage, und das ganze Bild spricht für eine nähere Verwandtschaft mit den Gattungen *Menopon* und *Pseudomenopon*, wenn wir uns der Verhältnisse bei *Menopon mesoleucum* und *Pseudomenopon tridens* erinnern. Nur will ich darauf aufmerksam machen, daß bei dem betreffenden Exemplar von *Nitzschia tibialis* das Copu-

lationsglied teilweise ausgestülpt ist, so daß eine Partie des mit Chitinzähnchen besetzten, distalen Teils (*de*) des Ductus ejaculatorius nach außen schaut. Unter dem Mikroskope habe ich bei der Fixierung des Tieres den Ausstülpungsprozeß beobachtet und dann bemerkt, wie das Copulationsglied stark verlängert wurde und an der Spitze eine ballonförmige mit Chitinzähnchen ausgerüstete Bildung erhielt, während gleichzeitig die schmale und stäbchenförmige Basalplatte nach hinten rückte und eine streng mediane Lage einnahm[1].

Außer der stäbchenförmigen Basalplatte hat *Nitzschia* mit *Menopon mesoleucum* die zahlreichen mit Chitinzähnchen versehenen Falten-

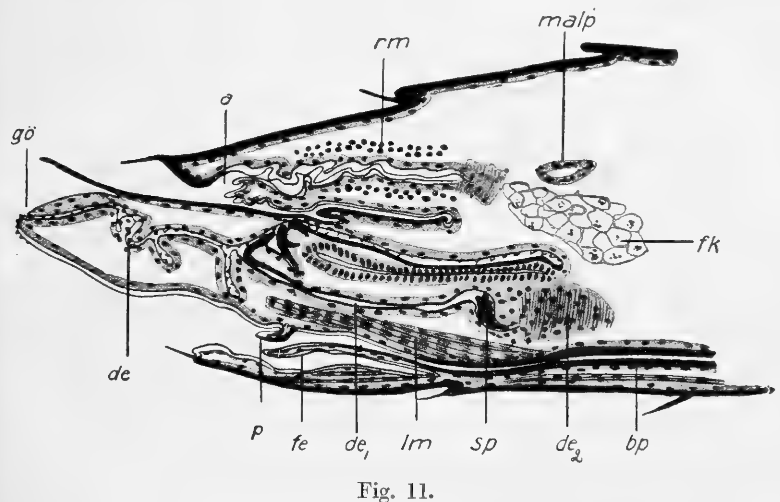


Fig. 11.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

bildungen in dem distalen Teil des Ductus ejaculatorius gemeinsam. Diese sind auch hier sehr unregelmäßig und engen das Lumen stark ein. Einige derselben weisen eine kräftigere Chitinisierung auf und gehören der dorsalen Lamelle des Copulationsgliedes an. Letztere läuft auch bei *Nitzschia* an der Spitze fadenförmig aus und ist wie die ganze Dorsalseite stark chitinisiert. Mehr nach vorn verliert der Ductus ejaculatorius die Chitinzähnchen, bleibt aber immer mit Chitin ausgekleidet (de_1), was auch in dem mit einer Ringmuskulatur versehenen Teil (de_2) der Fall ist. Letzterer ist in der Fig. 11 nur tangiert,

[1] An dem Totalpräparat konnte ich auch unmittelbar nach der Fixierung die malpighischen Gefäße wegen einer reichlichen Einlagerung von gelblichbraunen Konkrementkörnchen in ihren Wänden sehr bequem studieren. Ähnliches habe ich auch bei einer *Colpocephalum* sp. beobachten können.

wodurch die Muskelfasern als dorso-ventral ziehende Fädchen hervortreten. Etwas nach hinten befindet sich in dem Lumen eine mit schwarz wiedergegebene Partie, die eine Samenpatrone (*sp*) repräsentiert und die mehr nach vorn mächtig anschwillt und dadurch eine entsprechende Erweiterung an dem Ductus ejaculatorius hervorruft.

Die Ectadenien sind vier, wie bei allen, bisher untersuchten Mallophagen, und besitzen eine fast enorme Größe, so daß der Mitteldarm stark zusammengepreßt erscheint. Die beiden median gelegenen enthalten neben einem Koagulat zahlreiche Bündel von Spermatozoen und sind am größten, während die kleineren lateralen nur das Koagulat aufweisen. Der ganze Ectadenieapparat ist stark lateral geschoben und wird daher an einem medianen Sagittalabschnitt nur tangiert.

Andre Partien der Geschlechtsorgane, die an meinen Längsschnitten hervortreten, sind ventral am Copulationsglied eine kleine nach hinten gerichtete, mit *p* bezeichnete Falte sowie mehr ventral noch eine, aber längere Falte (*fe*). Beide Bildungen sind bei den Mallophagen allgemein und kommen auch bei *Menopon mesoleucum* und *Pseudomenopon tridens* vor. Erstere stellt die gemeinsame Basalpartie der beiden bei *Nitzschia* sehr langen und kräftig chitinisierten Parameren dar.

Leider kann ich hier wegen Mangel an Material keine Querschnittbilder wiedergeben; auch muß ich auf eine Darstellung der weiblichen Geschlechtsorgane vorläufig verzichten, obschon letztere von großem Interesse hinsichtlich des Baues einer eventuellen Spermatheca wäre.

Es bleibt uns zuletzt übrig, auch etwas über frühere Beobachtungen hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane bei der Familie Menoponidae zu berichten, wobei diejenigen von Grosse (1885) für *Menopon titan* (*Tetrophthalmus chilensis*, Grosse), von Snodgrass (1899) ebenfalls für *Menopon titan* N. und *Menopon mesoleucum* N., und Mjöberg (1910) für *Menopon pici* Den., *Pseudomenopon tridens* N. und *Trinoton conspurcatum* N. in Betracht kommen können.

Die Darstellung Grosses ist nicht auf Schnittstudien begründet, wenigstens nicht genügend. Aus seiner Arbeit können wir jedoch einiges von Interesse entnehmen. Die Testes sind jederseits drei und stehen durch sehr lange Vasa deferentia mit dem aus zwei blasenförmigen Erweiterungen des Ductus ejaculatorius entstandenen Organ, das von Grosse als Samenblase bezeichnet wird, in Verbindung. Tatsächlich sind ja die beiden Ausstülpungen als Ectadenien zu bezeichnen, obschon sie funktionell als Samenblasen dienen.

Über den Begattungsapparat hat GROSSE ziemlich genaue Beobachtungen gemacht. Nach ihm ist das bei dem Männchen scheinbar fehlende Segment rohrförmig nach innen gestülpt und läuft als eine feine Chitinmembran nach vorn bis an die Grenze des letzten und zweitletzten Segmentes, biegt dann nach hinten eine kurze Strecke um und setzt sich dann wieder nach vorn rohrförmig fort. Wahrscheinlich handelt es sich in der Tat um eine Ringfalte, die sicherlich mit der Ringfalte des Copulationsgliedes bei *Menopon* u. a. zu vergleichen ist. Dafür spricht die rohrförmige Fortsetzung nach vorn, die am oberen Ende nach GROSSE ein kräftiges Bündel von Längsmuskeln besitzen soll und »welches ohne Zweifel dazu bestimmt ist, die ganze Röhre in das Innere des Körpers hineinzuziehen«, l. c. S. 551. Diese rohrförmige Fortsetzung ist nichts andres als der Basalplattensack nebst Basalplatte.

In dem Copulationsapparat integrieren nach GROSSE zwei eigentümliche Bildungen. Die erste derselben besteht »aus einer an beiden Enden offenen Röhre, die nach dem Kopf zu in einen langen, allmählich sich verjüngenden Chitinstab übergeht, der bis in das dritte Abdominalsegment reicht. In dieser ersten Röhre liegt eine zweite dünnhäutige. Sie geht nach vorn zu in eine mit vielen Stacheln oder Borsten besetzte Geißel über. Nach hinten zu ist sie rinnenförmig vertieft und nimmt an dieser Stelle den Ductus ejaculatorius auf. Sie wird bei der Begattung vollständig ausgestülpt«, l. c. S. 551. Diese beiden Bildungen habe ich bei den von mir untersuchten Repräsentanten der Familie Menoponidae nicht wiederfinden können und muß daher auf Homologisierungsversuche verzichten.

Nun hat aber auch SNODGRASS (1899) dieselbe Mallophage wie GROSSE untersucht, ist aber mit seiner Auffassung nicht einverstanden. Nach SNODGRASS ist »the intromittent apparatus« bei *Menopon titan* »so very highly developed and so complicated, being much more so than in any other form known, that it is more easily understood after a study of the more typical structure found in other species«, l. c. S. 204. Es ist hier zweckmäßig, die Darstellung von SNODGRASS mit seiner Abbildung über einen Längsschnitt der sechs letzten Abdominalsegmente von einem männlichen *Menopon titan* (Fig. 2, Taf. XV, l. c.) zu verbinden. Die betreffende Abbildung ist hier in Fig. 12 schematisch wiedergegeben. Wir finden die mächtigste hervortretende Partie als eine große, ringförmige Muskulatur, die den Copulationsapparat umgibt und die ihrerseits von einer dünnen Membran von nicht angegebener Natur und Beschaffenheit bekleidet ist. Die dorsalen Enden der ringförmigen Muskeln befestigen sich an eine Lamelle, die von der Dorsal-

seite der betreffenden Membran in vertikaler Richtung nach unten zieht und von SNODGRASS in dem Querschnitt Fig. 3, Taf. XV wiedergegeben ist. Den ventralen Enden dient dagegen als Befestigungsstelle eine ventrale Chitinlamelle von bedeutender Breite, die eine verdickte Partie der obenerwähnten dünnen Membran an der Ventralseite repräsentiert. Diese ist von SNODGRASS als »ventral plate« (*vp*) bezeichnet, kann aber sicherlich nicht mit einer »Basalplatte« homologisiert werden, da letztere Bildung bei den Mallophagen eine ganz andre ist, ja, nach der Darstellung SNODGRASS' zu urteilen, scheint zumal eine Basalplatte bei *Menopon titan* vermißt zu werden. Wie dies mit der Darstellung GROSSES in Einklang gebracht werden kann, muß eine Nachprüfung entscheiden. Hier glaube ich vorläufig auszusprechen zu wagen, daß GROSSE eine Basalplatte, wenn auch nicht unter dieser

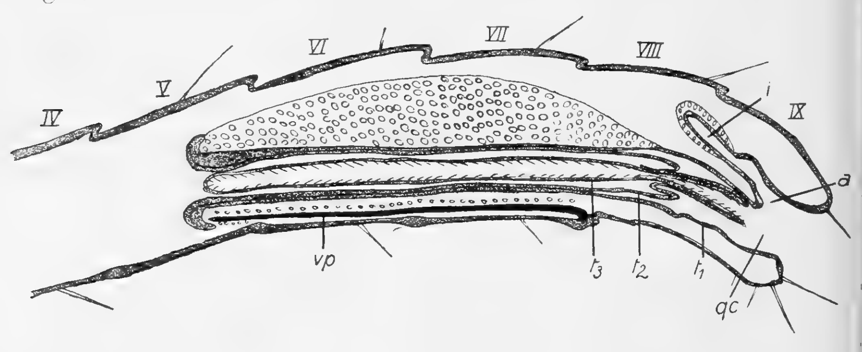


Fig. 12.

Bezeichnung, richtig angegeben hat, um so mehr, da *Menopon pallidum* und *mesoleucum* eine solche, und zwar mächtig entwickelte, besitzt. Eine wahre Basalplatte wäre bei *Menopon titan* in der Fig. 2, Taf. XV, SNODGRASS, natürlich als ein vorderes Divertikel des von den Chitinschichten t_1 und t_2 begrenzten, spaltenförmigen Hohlraumes zu suchen. Wie es die Querschnitte SNODGRASS' lehren, steht letzterer nämlich mit dem entsprechenden dorsalen Raum lateral in unmittelbarer Verbindung, ist also tatsächlich cylinderförmig und durch eine tiefe Faltenbildung entstanden, was durch seine schematisierte Abbildung über den Copulationsapparat der betreffenden Mallophage in Fig. 9, S. 209 l. c. eine Bestätigung findet.

Innerhalb der Falte, deren Außen- und Innenblatt in den Abbildungen SNODGRASS' mit t_1 und t_2 bezeichnet sind, finden wir noch einen mit t_3 bezeichneten, rohrförmigen Apparat, der distal an der Innenseite mit zahlreichen nach hinten gerichteten Zacken besetzt ist, während

sie in der proximalen Partie vermißt werden. Die zackentragende Partie können wir als dem Copulationsapparat angehörig betrachten, ähnlich wie bei *Gliricola* und *Gyropus*, während die nicht zackentragende Partie dem vorderen Teil des Ductus ejaculatorius zuzurechnen ist. Tatsächlich ist aber letzterer von dem eigentlichen ringfaltenförmigen Copulationsglied hier ebensowenig wie bei *Menopon pallidum* und *mesoleucum* scharf abgesetzt, da der Ductus ejaculatorius distal keine Ringfalte wie bei *Gliricola* und *Gyropus* bildet. *Menopon pallidum* verhält sich insofern noch einfacher, indem ja hier an der Innenwand des Copulationsgliedes und des ganzen Ductus ejaculatorius keine Zackenbildungen vorhanden sind.

Wir haben noch in dem Geschlechtsapparat bei *Menopon titan* eine sowohl von Grosse als Snodgrass beschriebene eigentümliche Bildung zu erwähnen, die vom letzteren als »chitinous rod« bezeichnet ist. »The chitinous rod (plate XV, figs. 2—5, *r*, and plate XIII, fig. 10, *r*) is attached to the fused part of the second and third tubes back of the posterior fold of the former. Only its anterior end is shown in median longitudinal sections. It is the homolog of the internal rods or plates of the chitinous genitalia already described«, l. c. S. 208. Diese Homologisierung wird, glaube ich, ganz richtig sein, d. h. daß die betreffende Chitinbildung wenigstens nicht mit einer Basalplatte verglichen werden kann, wie es sofort aus ihrer Lage an den von Snodgrass oben zitierten Querschnittbildern hervorgeht. Sie muß fast mehr als eine stark entwickelte und hoch spezialisierte Chitinstütze betrachtet werden, die *Menopon titan* mit andern Mallophagen gemeinsam hat. Eine solche ist dagegen weder bei *Menopon pallidum* noch bei *Menopon mesoleucum* vorhanden. Dies gilt ebenfalls für das von Grosse erwähnte, geißelförmige Organ, von dem Snodgrass nichts erwähnt, wenn es sich nicht tatsächlich um die mit Zacken besetzte Partie des Ductus ejaculatorius handelt; denn auch das betreffende Organ ist ja mit solchen Zackenbildungen dicht versehen. Bis Nachprüfungen über die Geschlechtsorgane bei *Menopon titan* (u. a.) erschienen sind, können wir also mit Recht der Meinung Snodgrass' beistimmen, daß die betreffenden Organe sehr kompliziert und hochspezialisiert sind, während dies bei andern Repräsentanten der Gattung *Menopon* (z. B. bei *Menopon pallidum*) gar nicht der Fall ist. Wenn daher Mjöberg (1910) bei der Charakteristik der Familie Menoponidae sagt: »Der männliche Copulationsapparat ist sehr einfach, eine breite Basalplatte kommt nicht vor, sondern nur ein einfacher Chitinstab; die Parameren sind sehr schwach ausgebildet«, l. c. S. 27, so ist dies vollkommen falsch, da ja in der Tat

die Variationen groß sind, wie dies meine oben gegebene Darstellung über die beiden *Menopon*-Arten, *Menopon pallidum* und *Menopon mesoleucum*, sowie über *Pseudomenopon tridens* und *Nitzschia tibialis* ohne weiteres lehrt. Auch scheint es, als ob hier der genannte Verfasser die Basalplatte mit dem bei *Menopon titan* vorkommenden Chitinstab (»chitinous rod«, Snodgrass) verglichen hätte, was ja ebenfalls nicht richtig ist; wir finden auch ähnliche Inkonsequenzen bei seiner Beschreibung der männlichen Geschlechtsorgane bei *Menopon pici* Den., *Pseudomenopon tridens* N. und *Trinoton conspurcatum* M. wieder[1].

So z. B. sagt er über *Menopon pici*, daß die Basalplatte in der Form von zwei schmalen lateralen Chitinstäbchen vorhanden ist, und hat diese auch in seiner Fig. 132 (l. c. S. 240) abgebildet. Wie ich schon in meiner früheren Arbeit über Mallophagenanatomie hervorgehoben habe, handelt es sich hier ganz gewiß um die Seitenränder einer einheitlichen Basalplatte, die bei oberflächlicher Beobachtung in obenerwähnter Weise hervortreten können, da die Basalplatte, wie es z. B. meine Fig. 8 zeigt, erstens stark nach oben gekrümmt ist, zweitens die Ränder derselben eine stärkere Chitinisierung als die übrigen Teile aufweisen; daher zwei Chitinstäbchen! Von den obenerwähnten Arten scheint mir *Trinoton conspurcatum* am meisten interessant, denn hier ist eine Basalplatte nach Mjöberg kaum vorhanden; »es findet sich hier ein schmales Chitinstäbchen, das sich nach hinten in zwei Teile spaltet und auf der linken Seite fast geradlinig, auf der rechten Seite aber in einem starken Bogen nach innen verläuft, um dann wieder auszubiegen. Freie Parameren kommen also hier nicht vor«, l. c. S. 243 (vgl. Fig. 134). Wie diese Beschreibung Mjöbergs mit den tatsächlichen Verhältnissen übereinstimmt, kann ich natürlich hier nicht entscheiden. Es scheint mir jedoch nicht ganz unwahrscheinlich, daß das Chitinstäbchen dem »chitinous rod« (Snodgrass) entspricht und daß eine Basalplatte somit gar nicht zu finden ist, denn auch Snodgrass erwähnt bei *Trinoton luridum* N. eine ganz ähnliche Bildung: »The chitinous parts consists of a long, slender, tapering rod running forward within the body cavity from the base of the penis. Its posterior end is expanded and bifid . . .«, l. c. S. 200, oder es handelt sich in der Tat um eine sehr schmale Basalplatte, wie wir sie bei *Menopon mesoleucum* und *Nitzschia tibialis* kennen gelernt haben. Auch findet sich dorsal vom Ductus ejaculatorius eine große Muskulatur, ähnlich wie bei *Menopon titan* (vgl. Fig. 12), wodurch die Ähnlichkeit

[1] Hinsichtlich *Pseudomenopon tridens* verweise ich auf meine Darstellung S. 605.

noch mehr erhöht wird. Zuletzt ist es nicht begreiflich, warum der genannte Verfasser das Fehlen von freien Parameren mit der Beschaffenheit der »Basalplatte« bei *Trinoton conspurcatum* in Kausalzusammenhang setzt.

b. Weibchen.

1. *Menopon pallidum.*

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind bei *Menopon pallidum* sehr einfach gebaut und bieten nichts Bemerkenswertes dar. An mehreren Querschnitten durch den Hinterkörper eines völlig geschlechtsreifen *Menopon*-Weibchens erhalten wir ein Bild, das in Fig. 13 wiedergegeben ist. Wir finden hier also einen großen, weitlumigen Genitalraum (*gr*), dessen Wände größtenteils nur schwach chitinisiert sind und jederseits eine kurze, horizontal gestellte Falte bilden. Nach vorn vergrößern

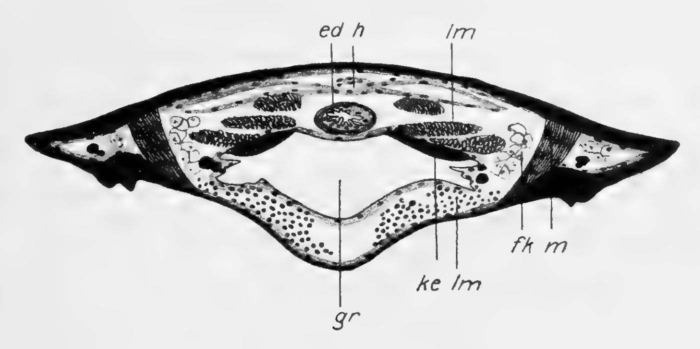


Fig. 13.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

sich die beiden Falten ohne doch einander median zu begegnen, während gleichzeitig jederseits eine neue, mehr ventral und median gelegene erscheint, die links an der betreffenden Fig. 13 schon ein wenig hervortritt. Nur an zwei Stellen ist die Chitinisierung sehr stark, indem wir in der dorsalen Wand des Genitalraumes und an den lateralen Teilen derselben jederseits eine dicke Chitinplatte (*ke*) beobachten können. Da sie in mehreren Schnitten in derselben Weise hervortritt, handelt es sich also tatsächlich um zwei ziemlich lange Bänder. Übrigens ist nur die sehr kräftige Längsmuskulatur (*lm*) zu bemerken. Eine Anhangsdrüse ist wie bei *Gliricola* und *Gyropus* bei *Menopon pallidum* nicht vorhanden. Mehr nach vorn geht der Genitalraum in eine wie gewöhnlich mit Chitin ausgekleidete Vagina über, deren Lumen in dem Anfangsstück von mehreren kleinen Faltenbildungen ziemlich

stark eingeengt erscheint und deren ringförmige Muskulatur sehr kräftig ausgebildet ist. Durch die stark ventrale Lage der im Querschnitt rundlichen Vagina wird die Körperwand in der ventralen Medianlinie halbkreisförmig hervorgetrieben.

Die Vagina ist ein ziemlich kurzes Rohr, das bald etwas nach oben biegt und in das unpaare Stück des Eileiters übergeht. Die Übergangsstelle ist bei *Menopon* sehr deutlich markiert, indem der Eileiter ein sehr weitlumiges Rohr, links vom Hinterdarm gelegen, bildet, dessen Wand beträchtlich dünner als diejenige der Vagina und von einem kubischen Epithel ohne Chitinbekleidung nebst einer wohlentwickelten Längsmuskelschicht aufgebaut ist. Die Erweiterung des unpaaren Endstückes des Eileiters ist bei gewissen Individuen durch das Vorhandensein einer großen Samenpatrone noch beträchtlicher.

Die beiden paarigen Eileiter behalten dieselbe Beschaffenheit wie das unpaare Endstück, obschon die Zellschichten ihrer Wände sich bedeutend verdünnen. Auch nehmen sie eine mehr ventrale Lage ein und sind dorso-ventral abgeplattet, so daß ein Lumen stellenweise kaum ersichtlich wird. Sie stellen daher ziemlich lange Bänder dar, die nach einigen kurzen Windungen sich in gewöhnlicher Weise mit den Ovarialröhren in Verbindung setzen.

2. *Menopon mesoleucum.*

Wie oben hervorgehoben wurde, ist der Copulationsapparat oder besser die ectodermalen Geschlechtsteile der Gattung *Menopon* beim Männchen stark variabel. Dies gilt aber auch von den weiblichen, ectodermalen Geschlechtsteilen derselben Gattung und geht aus meiner Beschreibung von *Menopon mesoleucum* und einem Vergleich mit denselben Körperteilen bei *Menopon pallidum* ohne weiteres hervor. Ein medianer Sagittalschnitt durch den Hinterkörper eines Weibchens der ersteren Mallophage ist dem medianen Sagittalschnitt durch den Hinterkörper eines Weibchens von *Goniocotes compar* N. sehr ähnlich (Fig. 28) und erinnert in dem allgemeinen Aussehen gar nicht an *Menopon pallidum.* Im Prinzip finden wir aber dieselben Teile wieder, wie den Genitalraum (*gr*), die Vagina (*vg*) und den Eileiter (*od*). Die beiden letzteren Partien sind in gewöhnlicher Weise voneinander scharf abgegrenzt und mit einer Ring- (*rm*) bzw. Längsmuskulatur (*lm*) versehen. Einen Unterschied von prinzipieller Bedeutung finden wir jedoch bei *Menopon mesoleucum* in einer dem Genitalraum angehörigen Bildung. Letztere ist, soweit ich es habe entscheiden können, durch eine segmentale Einstülpung der Dorsalwand des betreffenden Raumes ent-

standen, hier mächtig entwickelt und stellt eine große Spermatheca dar, die also auch bei den Amblyceren vorkommen kann, obschon nicht bei allen (vgl. Mjöberg, 1910, S. 257).

Um unsre Vorstellung über den Bau der Spermatheca klarzulegen, habe ich in der Fig. 14 eine schematische Rekonstruktion der betreffenden Bildung von der Dorsalseite gesehen wiedergegeben. Ich sage ausdrücklich eine schematische, da das Organ, wie es von den Ischnoceren bekannt ist, bei verschiedenen Individuen hinsichtlich der Lage der verschiedenen Teile einer beträchtlichen Variation unterworfen ist. Wie es aus der Fig. 14 hervorgeht, besteht die Spermathecabildung aus zwei Partien, die mit weiß bzw. grau ausgezeichnet sind. Erstere ist die weitaus größte und wird jederseits der Medianlinie des Tieres von einer kräftig entfalteten Blase (*sb*) nebst einem von derselben vorn bzw. hinten ausgehenden Rohr, das sich mit seinem Vis-à-vis zu einem unpaaren kurzen Stück vereinigt, repräsentiert. An der nach vorn gewandten Spitze des unpaaren Stückes beginnt die letztere, mit grau wiedergegebene Partie und stellt eine mehr ventral gelegene Rohrbildung (*g*) dar, die allmählich nach vorn biegt, dann in der Medianlinie des Tieres blasenförmig anschwillt, um zuletzt mit einem kurzen Gang, immer median, in der dorsalen Wand des Genitalraumes auszumünden. Die Mündung (*mg*) befindet sich näher bestimmt basal und dorsal von einer nach vorn und unten von der Dorsalwand des Genitalraumes ausgehenden Faltenbildung, wie dies der mediane Sagittalschnitt von *Goniocotes compar* Fig. 28 weist.

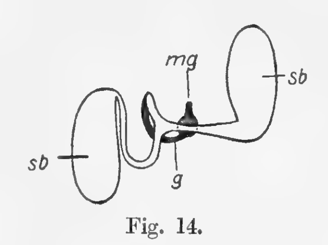


Fig. 14.

Wir müssen uns aber auch Schnittstudien zuwenden, um unsre Vorstellung über den Bau der Spermatheca bei *Menopon mesoleucum* zu ergänzen. Ein lehrreicher Querschnitt ist in der Fig. 15 wiedergegeben. Ventral finden wir den sehr breiten Genitalraum (*gr*) und in der Nähe der Dorsalwand desselben median eine 8-förmige, innen sehr stark chitinisierte Epithelblase (*g*), die zahlreiche Spermatozoenbündel enthält. Nach vorn und hinten befindliche Schnitte derselben Serie lehren außerdem, daß es sich um eine etwas abgeplattete Scheibe handelt, die vorn mit einem kurzen, ebenfalls stark chitinisierten Gang nach außen in den Genitalraum mündet und die dorsal einen zweiten, ebenfalls stark chitinisierten, aber sehr viel längeren Gang trägt. Demgemäß entspricht die Scheibe natürlich der Anschwellung des mit grau

ausgezeichneten Ganges (*g*) in Fig. 14. Das Rekonstruktionsbild in Fig. 14 ist nach derselben Querschnittserie wie die Fig. 15 zusammengestellt. Wenn daher in dem Querschnittbild Fig. 15 die Anschwellung (*g*) hervortritt, muß also in demselben Schnittbild auch der obenerwähnte, lange Gang (*g*), sowie die beiden Blasen (*sb*) nebst ihren Ausführungsgängen geschnitten sein und somit in der letzteren Figur wiedergegeben werden. Wir können auch, außer der zweimal getroffenen Vagina (*vg*), die hier eine scharfe Krümmung nach hinten beschreibt, links und etwas dorsal von dieser den betreffenden Gang (*g*) der Quere nach geschnitten erblicken. Die Epithelwand des Ganges ist mächtig entwickelt und

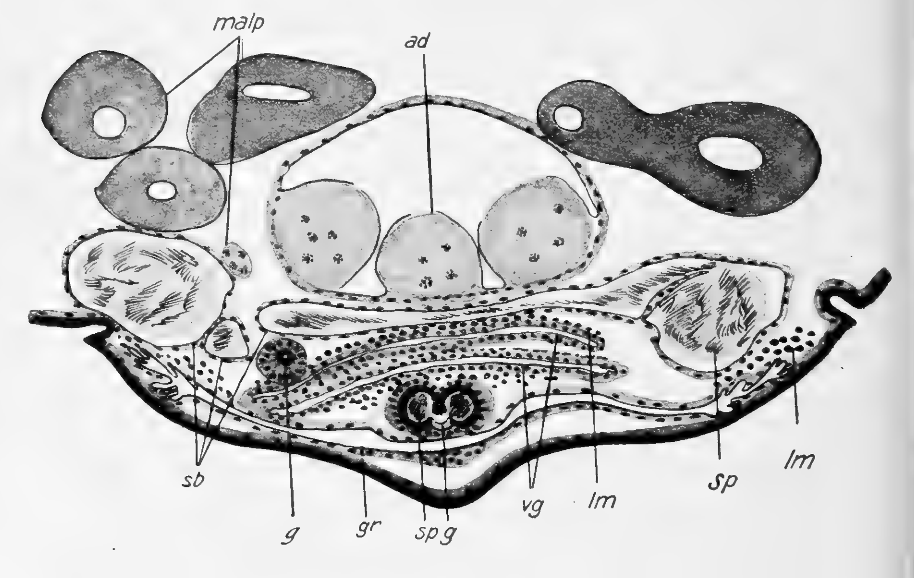


Fig. 15.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

hat auch eine dicke Chitinschicht ausgeschieden, hier wie gewöhnlich mit schwarz ausgezeichnet. Etwas dorsal, links und rechts von dem soeben besprochenen Gang, finden wir die kräftig entfalteten Blasen nebst ihren Ausführungsgängen, mit *sb* bezeichnet, wieder. Sie sind wie die Blasen alle mit einem blaß gefärbten Koagulat erfüllt, worin zahlreiche Spermatozoenbündel (*sp*) sich befinden. Die Wände der Blasen und deren Ausführungsgänge sind überall von einem sehr verdünnten Plattenepithel aufgebaut und an der Innenseite mit einer dünnen Chitinschicht ausgekleidet, was ja ihre ectodermale Herkunft beweist. Sie stellen wohl die eigentlichen Samenbehälter (*sb*) der Sper-

mathecabildung dar, während der stark chitinisierte Gang nebst der Scheibe den wahren Ausführungsgang repräsentiert.

Im großen und ganzen können wir also die Spermatheca bei *Menopon mesoleucum* als hochentwickelt und ziemlich stark spezialisiert betrachten.

3. *Pseudomenopon tridens.*

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind bei *Pseudomenopon tridens* in zwei Hinsichten von Interesse, erstens dadurch, daß dorsal und auch median im Genitalraum die Segmentgrenzen als deutliche, nach hinten gerichtete Faltenbildungen mit segmentalen Längsmuskeln auftreten, zweitens dadurch, daß eine mächtig entwickelte Spermatheca von neuem Typus vorhanden ist. Wir haben es also hier mit einer zweiten Amblycere zu tun, die eine solche Bildung besitzt. Sonst begegnen uns in der allgemeinen Organisation dieselben Verhältnisse wie bei andern weiblichen Mallophagen.

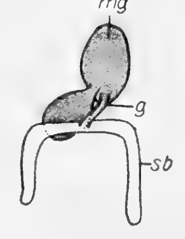


Fig. 16.

Die Spermatheca habe ich hier in Fig. 16 schematisch wiedergegeben, da auch bei *Pseudomenopon* die Lagevariationen der verschiedenen Teile beträchtlich sein können. Wie bei *Menopon mesoleucum* habe ich die als Behälter (*sb*) fungierende Partie mit weiß, den Ausführungsgang (*g*) nebst seinem blasenförmigen Divertikel mit grau wiedergegeben. Wir finden dann erstere als ein quer gestelltes Rohr, das lateral jederseits nach hinten umbiegt, um zuletzt ohne Anschwellung ziemlich weit nach hinten zu endigen. Von der Mitte des quergestellten Rohres geht ein kurzer Kanal nach vorn und etwas lateral, schwillt dann stark blasenförmig an und hat seine Mündung (*mg*) in der Dorsalwand des Genitalraumes. Die blasenförmige Anschwellung besitzt an der einen Seite einen fast ebenso großen Divertikel.

In dem medianen Längsschnitt (Fig. 17) können wir, außer den obenerwähnten Segmentgrenzen mit segmentalen Muskeln (*sm*), auch einige Einzelheiten der Spermatheca (*st*) ohne weiteres bemerken. Der Behälter tritt hier quergeschnitten als eine rundliche, schwach chitinisierte und mit Spermatozoen (*sp*) gefüllte Epithelblase hervor. Von dieser scheint in der Figur ein kurzer, innen stark chitinisierter Kanal nach vorn und unten zu leiten, um dann in eine große, mit Koagulat (*k*) erfüllte und ebenfalls chitinisierte Erweiterung zu münden[1]. Eine direkte Ver-

[1] Das Koagulat ist hier mit Schwarz wiedergegeben.

bindung existiert aber in dem Schnitt nicht, indem der Kanal nichts andres ist als der Ausführungsgang (*g*), der ja nicht überall eine mediane Lage im Hinterkörper einnimmt (vgl. Fig. 16). In lateral gelegenen Längsschnitten geht der Gang alsbald verloren, während der Querbalken des Behälters und das mit dem soeben erwähnten Koagulat versehene Gebilde oder sein blasenförmiger Divertikel immer erscheint. Die Mündung der Spermatheca ist sehr breit und wird ventral von einer wohlentwickelten, nach hinten gerichteten Falte der Dorsalwand des Genitalraumes (*gr*) begrenzt.

Im allgemeinen können wir von der Spermatheca bei *Pseudomenopon* behaupten, daß sie einfacher gebaut ist als dieselbe Bildung

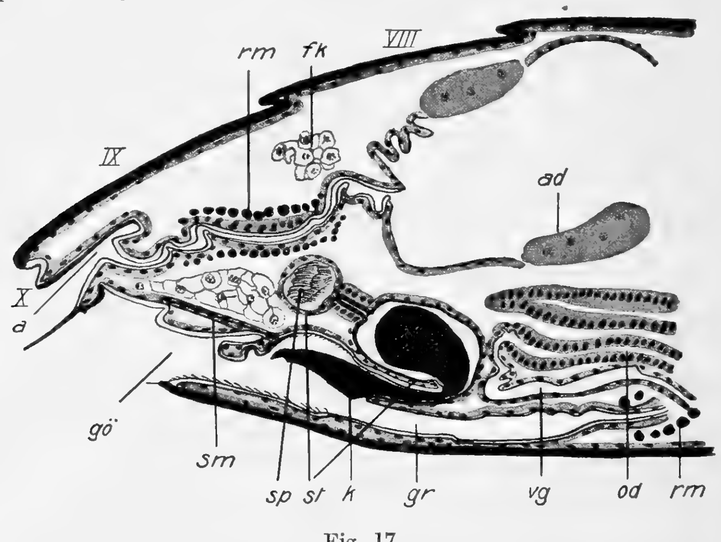


Fig. 17.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

bei *Menopon mesoleucum*, obschon sonst auch Ähnlichkeiten vorhanden sind, wie dies ein Vergleich zwischen den Fig. 14 und 16 lehrt. Es ist jedoch deutlich, daß sie eine neue Type repräsentiert.

Nach der oben gegebenen Beschreibung über die weiblichen Geschlechtsorgane der drei Repräsentanten der Menoponidae sind die Variationen also nicht so scharf ausgeprägt wie bei den Männchen. Nur hinsichtlich der Spermatheca sind solche bemerkbar, wenigstens in prinzipiellem Sinne, indem sie entweder vermißt wird, oder, wenn vorhanden, nach zwei Richtungen hin ausgebildet sein kann. Ihre Chitinisierung ist zwar stellenweise stark, wahrscheinlich aber

nicht stark genug, um sie ganz oder teilweise schon an Totalpräparaten hervortreten zu lassen, wie dies z. B. bei den Gattungen *Docophorus* und *Nirmus* der Fall ist. Nach Angaben in der Literatur über die Spermatheca der Familie Menoponidae habe ich vergebens nachgeforscht. Nur GROSSE (1885) erwähnt bei *Menopon* (*Tetrophtalmus*) *titan* die beiden kolbigen »beiderseits am Eiergang sich ansetzenden Receptacula seminis«. Es ist jedoch zu bemerken, daß SNODGRASS (1899) letztere bei derselben Mallophage nicht wiederfinden konnte.

Ischnocera[1].

5. *Trichodectes climax* N.

Die männlichen Geschlechtsorgane haben im Prinzip nichts von Interesse aufzuweisen. Dasselbe gilt auch von den Weibchen, wo keine Anhangsorgane, wie Anhangsdrüse oder Spermatheca, vorhanden sind.

6. *Trichodectes crassus* N.

a. Männchen.

Wie ich für *Trichodectes climax* hervorgehoben habe, sind die Geschlechtsorgane prinzipiell in derselben Weise wie bei den übrigen bisher untersuchten Mallophagen gebaut. Da sie bei *Trichodectes crassus* jedoch sehr viel komplizierter sind, verdienen sie eine eingehendere Beschreibung, um zu zeigen, in welcher geringen Ausdehnung das betreffende Organsystem bisweilen als Stütze für die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Arten zumal innerhalb derselben Gattung verwandt werden kann.

In der Fig. 18 ist ein medianer Längsschnitt durch den Hinterkörper wiedergegeben. Wie daraus sogleich hervorgeht, ist das Copulationsglied (*cop*) mächtig entwickelt und besitzt im Innern mit Chitinzähnchen dicht besetzte Faltenbildungen. Dies ist wenigstens distal der Fall, während proximal eine deutliche Täfelung vorhanden ist, wo die verschiedenen Chitinplatten in ihren nach hinten gerichteten Rändern stärker chitinisiert sind und daher in Längsschnitten als zahntragende Bildungen hervortreten. Stellenweise sind die Chitinplatten gleichförmig chitinisiert, wodurch die schuppige Beschaffenheit der Chitinbekleidung noch besser hervortritt. An dem medianen Längsschnitt

[1] Bei den Ischnocera habe ich die Geschlechtsorgane des Weibchens unmittelbar nach derjenigen des Männchens behandelt.

können wir wieder die Länge des Ductus ejaculatorius beobachten. Er beginnt wie gewöhnlich bei der Geschlechtsöffnung (*gö*), durchläuft etwas geschlängelt das Copulationsglied (*cop*), macht dann unmittelbar dorsal von der Basalplatte (*bp*) einige scharf ausgeprägte Windungen und geht zuletzt nach hinten und oben sowie, nach einer scharfen Umbiegung, nach vorn und unten, um in die Ectadenien (*ekd*) oder besser in die gemeinsame Basalpartie derselben einzumünden. Die verschiedenen Partien des Ductus ejaculatorius sind in der betreffenden Figur mit *de*, de_1, de_2 und de_3 bezeichnet[1]. In de_2 wird die Armatur von Chitinzähnchen vermißt, in de_3 auch die Chitinbekleidung, während gleichzeitig eine früher nicht vorhandene Ringmuskelschicht (*rm*) erscheint. In mehr lateral gelegenen Längsschnitten werden die Verhältnisse speziell in dem Copulationsglied noch komplizierter. Wie ich es unten bei der Besprechung der Querschnittbilder hervorgehoben habe, beruht dies auf zahlreichen hier auftretenden Faltenbildungen.

Das Copulationsglied befindet sich in der Figur in der Ruhelage. Im ausgestülpten Zustand wird es in gewöhnlicher Weise bedeutend verlängert und gleichzeitig nach oben und vorn geschlagen, wobei speziell der Ductus ejaculatorius durch seine beträchtliche Ausstülpung zu der Verlängerung beiträgt und außerdem distal am ausgestülpten Copulationsglied eine ballonförmige, mit Chitinzähnchen besetzte Auftreibung hervorruft.

Ventral vom Copulationsglied befindet sich in der Figur die wohlbekannte Faltenbildung (*fe*), die aber hier eine beträchtliche Größe besitzt und, wenn das Copulationsglied ausgestülpt ist, noch größer erscheint, während gleichzeitig die kleine dorsal und basal am Copulationsglied ersichtliche Falte dann ausgeglichen worden ist.

In den Querschnittserien erscheint das Copulationsglied als eine ovale, dorso-ventral in die Länge gestreckte Bildung, die im Innern zahlreiche mit Zähnchen besetzte, unregelmäßig angeordnete Falten aufweist; mehr nach vorn werden sie aber ziemlich streng regelmäßig, was ich bei andern Mallophagen nicht habe beobachten können.

Parameren sind vorhanden, obschon in etwas andrer Weise als gewöhnlich ausgebildet. In Fig. 18 können wir von der ventralen Lamelle des Copulationsgliedes nach hinten ausgehend eine schmale, stark chitinisierte, blattförmige Ausstülpung beobachten, die die gemeinsame Basalpartie (*p*) der beiden Parameren repräsentiert. Diese

[1] Die Variationen in der Lage der verschiedenen Teile des Ductus ejaculatorius sind übrigens bei verschiedenen Individuen mannigfaltig.

ist, wie ohne weiteres hervorgeht, ziemlich lang und überdeckt die Geschlechtsöffnung (*gö*). Da nun die beiden freien Paramerenteile sehr breit, flügelförmig und nach oben gerichtet sind, wird die distale Partie des Copulationsgliedes von diesen fast völlig eingeschlossen und liegt wie in einem Futteral eingesteckt, das nur dorso-median eine schmale, von den etwas verdickten und stärker chitinisierten Rändern der Parameren begrenzte Öffnung besitzt. Letztere wird in den Querschnittbildern übrigens von einer leistenförmigen, schmalen in der Fig. 18

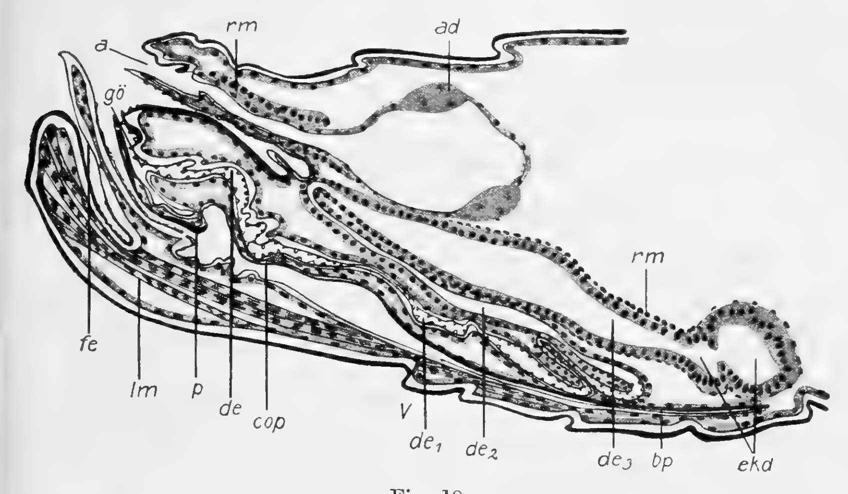


Fig. 18.
Vergr. Oc. 4, Obj. 3. Tubenlänge 170 mm.

in der Dorsalwand des Copulationsgliedes ersichtlichen Chitinverdickung zugeschlossen.

Die Basalplatte ist sehr breit, wie gewöhnlich mit stärker chitinisierten und nach oben gebogenen Rändern; mehr nach vorn wird sie überall abgeplattet und stellt zuletzt proximal im Querschnitt wie eine transversale Chitinspange mit gleichförmig verdickter Wand dar[1]. Sie dient wie gewöhnlich als Ansatzstelle für zahlreiche kräftige Längsmuskeln, die sich dorsal und ventral befestigen. Die Ectadenien sind vier und zeigen nichts Bemerkenswertes auf.

Neuerdings hat Cummings (1916) einige Arten der Gattung *Trichodectes* und darunter auch *Trichodectes crassus* untersucht und auf die Ähnlichkeit mit den männlichen Geschlechtsorganen bei *Trichodectes latus* hingewiesen. Letztere besitzt Parameren, die sich wie bei *Tri-*

[1] D. h. daß das Lumen kaum ersichtlich ist.

chodectes crassus verhalten: »Parameres: At the base these are broad and leaflike, folding around the mesosome so as to form a sheath. The margins of the parameres almost meet each other over the dorsal surface at the base and similarly over the ventral surface«, l. c. S. 271. Auch wird ein »preputial sac« beschrieben, der mit Chitinzähnchen dicht besetzt ist, von denen etwa achtzehn größer als die übrigen und in eine Querreihe gestellt sind. Ähnliches habe ich auch bei *Trichodectes crassus* beobachten können. Nur will ich hier auf die wenig befriedigende Bezeichnung »preputial sac« (Präputialsack) für die mit Chitinzähnchen ausgerüstete Distalpartie des Ductus ejaculatorius aufmerksam machen.

Die Arbeit Cummings ist übrigens nur auf Studien an Totalpräparaten begründet und daher für unsre nähere Kenntnis der Geschlechtsorgane der Mallophagen wenig bedeutungsvoll[1].

b. Weibchen.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind bei *Trichodectes crassus* einfach gebaut und stimmen mit denjenigen bei *Trichodectes climax* überein, indem alle Anhangsorgane wie Anhangsdrüse und Spermatheca vermißt werden. Sonst ist nur auf die gute Chitinisierung der Vagina, wo die dicke Chitinschicht im Querschnitt stark gezähnt hervortritt sowie auf die sehr kräftige Ringmuskulatur derselben aufmerksam zu machen. Die Übereinstimmung zwischen den beiden *Trichodectes*-Arten ist somit für die weiblichen Tiere sehr viel größer als für die männlichen.

7. *Lipeurus variabilis* N.

a. Männchen.

Wie ich schon hier vorgreifend bemerken will, stellt der männliche Geschlechtsapparat bei *Lipeurus variabilis* eine mächtig entwickelte und sehr komplizierte Bildung dar, deren niedere, ektodermale Teile sich durch eine sehr starke Chitinisierung und Bewaffnung, sowie auch durch Teile, die ich bei keinem andern Mallophagen habe wiederfinden können, auszeichnen. Um dies zu beleuchten, habe ich in der Fig. 19 einen medianen Sagittalschnitt durch den Hinterkörper eines völlig geschlechtsreifen *Lipeurus*-Männchens abgebildet. Wir können hier dorsal die Analöffnung (*a*) beobachten, die wie gewöhnlich in dem letzten Abdominalsegment gelegen ist. Ventral schiebt sich eine ziem-

[1] Vgl. S. 651, Nachschrift.

lich kurze, aber hohe Lamelle etwas nach hinten hervor und besitzt im Innern einige schmale Muskeln, die in dorso-ventraler Richtung ziehen und zwischen den beiden Hypodermisschichten der betreffenden Lamelle ausgespannt sind. Die Lamelle stellt die ventrale Begrenzung eines Hohlraumes dar, die ihrer Lage gemäß als Genitalraum (*gr*) bezeichnet werden muß, und dessen Lumen von dem mächtig entfalteten Copulationsglied (*cop*) so stark eingeengt erscheint, daß nur dorsal und ventral ein spaltenförmiger Teil desselben übrigbleibt; das Copulationsglied überragt hier außerdem eine Strecke weit die Spitze des Hinterkörpers und ist schon an Totalpräparaten als eine zungenförmige Bildung gut ersichtlich. Bei andern Totalpräparaten ist dies nicht der Fall, da die zungenförmige Endpartie auch in eine Vertiefung der Dorsalwand der unterhalb liegenden Lamelle eingesenkt sein kann, dadurch ganz innerhalb des Hinterkörpers verborgen liegt und eine mehr senkrechte Lage einnimmt.

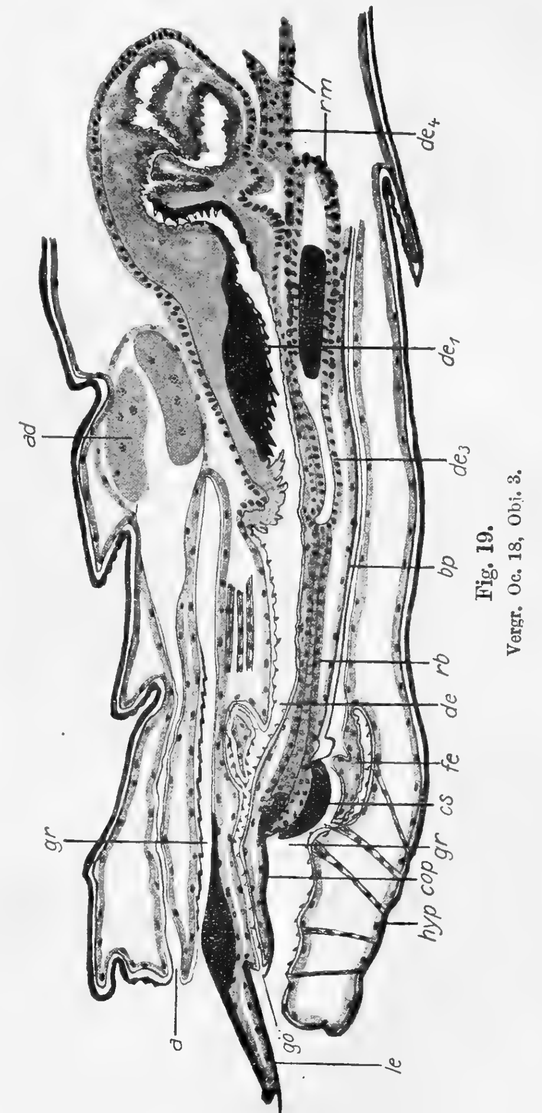


Fig. 19.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

Die Wände der beiden an dem medianen Längsschnitt hervortretenden Spalten des Genitalraumes sind ziemlich stark chitinisiert und stellenweise, sowohl dorsal als ventral, mit nach hinten gerichteten Zackenbildungen

versehen (vgl. die Fig. 19). Die proximalen Teile der beiden Spalten weisen dagegen eine glatte Oberfläche auf. Ventral können wir außerdem die konstant vorhandene Falte *fe* mit verschmälerter Basalpartie beobachten, die nach hinten geschlagen, in einer Vertiefung der Ventralwand eingesenkt ist und deren ventrale Wand ebenfalls Zackenbildungen trägt. Wie bei andern von mir untersuchten Mallophagen dringt die ventrale Spalte des Genitalraumes unter beträchtlicher Abplattung in horizontaler Richtung nach vorn und bildet gleichzeitig ein ziemlich breites Divertikel mit stark chitinisierten Wänden. Das Divertikel nebst der Chitinauskleidung stellt natürlich den Basalplattensack bzw. die Basalplatte (*bp*) dar.

Wir gehen nun zur Besprechung des eigentlichen Copulationsgliedes über. Wir finden hier, daß dasselbe im Längsschnitt von zwei mächtig entfalteten Lamellen aufgebaut ist, von denen die dorsale eben in oben beschriebener Weise sich eine Strecke weit zungenförmig außerhalb des Hinterkörpers streckt und dadurch die kürzere, ventrale überdeckt. Erstere ist dorsal sehr stark chitinisiert. Ähnliches ist auch in der ventralen Wand derselben, aber nicht in demselben Grade und nur distal der Fall.

In der ventralen Lamelle und näher bestimmt in der Ventralwand derselben finden wir etwas nach vorn ebenfalls eine kräftige, halbmondförmige Chitinpartie (*cs*), sowie nach hinten von dieser eine birnförmige, die ziemlich weit nach innen dringt und noch mehr nach hinten in eine gleich dicke Chitinplatte übergeht; letztere läuft frei in eine kurze Spitze aus. Die ventrale bzw. dorsale Wand der beiden betreffenden Lamellen begrenzen einen schmalen Hohlraum, der das Lumen (*de*) des Copulationsgliedes repräsentiert. Zackenförmige Chitinbildungen sind hier ziemlich zahlreich und im allgemeinen nach hinten gerichtet. Daneben können wir einige von der Dorsalwand ausgehende Falten beobachten, von denen in der Figur nur eine geschnitten ist und übrigens als eine selbständige und immer zackentragende Bildung hervortritt. Wie ich z. B. für *Menopon pallidum* beschrieben habe, bildet sich dagegen auch hier keine Ringfalte, die bei *Gliricola* und *Gyropus* ein wenig in das Lumen des Copulationsgliedes hervordringt, sondern der Ductus ejaculatorius setzt sich unmittelbar bis an die Spitze des letzteren fort[1]. Das ganze Copulationsglied ist also ein-

[1] Vielleicht repräsentiert die kleine stark chitinisierte und nach unten hervordringende Falte an der Grenze zwischen dem Teil *de* und de_1 des **Ductus ejaculatorius** die erste Anlage einer solchen Ringfalte.

facher als bei den beiden erwähnten Mallophagen gebaut und entspricht wie dasjenige bei *Menopon* etwa dem larvalen Zustand, der für *Gliricola* in Fig. 22 meiner früheren Mallophagenarbeit wiedergegeben ist und wo ebenfalls der Ductus ejaculatorius (*de*) direkt in die in dem Längsschnitt von zwei Lamellen aufgebaute Anlage des Copulationsgliedes übergeht.

Wenn wir den Ductus ejaculatorius weiter nach vorn verfolgen, können wir bald bedeutende Veränderungen desselben beobachten. Zuerst ist zu bemerken, daß eine beträchtliche Erweiterung stattfindet unter gleichzeitiger Verdickung der Wände, was nicht nur mit dem Epithel, sondern vor allem auch mit der von demselben abgeschiedenen Chitinschicht zu tun hat. Letztere ist so stark verdickt und in solche Falten gelegt, daß das Lumen eine beträchtliche Einengung erfährt und nur als eine stellenweise schwer zu verfolgende Spalte erscheint. In der Chitinauskleidung können wir zwei voneinander wohl abgegrenzte Schichten unterscheiden, die in der Fig. 19 mit grau bzw. schwarz wiedergegeben sind. Erstere erscheint wie aufgelockert, erreicht stellenweise das Lumen, ist speziell dorsal sehr dick und weist an ihrer Oberläche zahlreiche kleine Falten und Runzeln auf. Letztere ist ebenfalls dorsal am kräftigsten und stellt im Längsschnitt eine linsenförmige, der grauen Chitinschicht aufliegende Bildung mit nach hinten gerichteten, groben Chitinzähnchen dar. Etwas mehr nach vorn finden wir an der Ventralseite eine ähnliche, aber mehr abgeplattete Chitinpartie, die mit schmalen und langen Zackenbildungen dicht besetzt ist (vgl. Fig. 19 de_1).

In der Fig. 19 stellt die proximale Partie (de_1) des Ductus ejaculatorius einen birnförmigen Blindsack dar, dessen angeschwollenes Ende nach vorn gerichtet ist. Wie es Längsschnitte lateral von der Medianebene lehren, bedeutet dies natürlich nur, daß die Fortsetzung lateral von der blindsackähnlichen Bildung ausgeht. Die Fortsetzung wird von einer sehr verschmälerten Partie repräsentiert, die jedoch immer denselben Bau wie vorher aufweist, obschon die Chitinauskleidung nur eine dünne, schwach gefaltete Schicht von grauer Farbe bildet; sie stellt auch keine direkte Fortsetzung nach vorn dar, sondern biegt scharf nach hinten um und verläuft lateral von der birnförmigen Partie und an derselben dicht gedrückt (vgl. den Querschnitt Fig. 24 de_1 und de_2) bis an den ein wenig angeschwollenen hinteren Teil des Ductus ejaculatorius, der in Fig. 19 mit de_3 bezeichnet ist und in der Tat eben die neue Umbiegungsstelle desselben repräsentiert. Von hier aus läuft der Ductus ejaculatorius wieder nach vorn

etwas unterhalb und median von dem soeben besprochenen Schenkel (vgl. den Querschnitt Fig. 24 de_2 und de_3).

Die Anfangspartie dieses Schenkels ist wie früher gebaut, und wir können immer die einschichtige Epithelwand und die dünne Chitinauskleidung derselben in dem Längsschnitt Fig. 19 de_3 beobachten. Nur dorsal sind einige wenige quergeschnittene Muskelbündel ersichtlich, die mehr nach vorn an Größe und Anzahl zunehmen, um zuletzt eine wohlentwickelte Ringmuskelschicht um den Ductus ejaculatorius zu bilden (vgl. den Querschnitt Fig. 24 de_3, *rm*). Letzterer ist hier durch eine deutliche Erweiterung und durch das Entbehren einer Chitinauskleidung von der soeben besprochenen Partie des Ductus ejaculatorius deutlich geschieden. Die Erweiterung wird wahrscheinlich durch ein hier befindliches, spindelförmiges und schwarz gefärbtes Koagulat hervorgerufen. Ein Koagulat von derselben Natur habe ich bei *Lipeurus* auch in den Ectadenien und in anderen Teilen des Ductus ejaculatorius beobachten können und ebenfalls bei *Gliricola* in denselben Körperteilen beschrieben (l. c. Fig. 29). Sicherlich ist es in beiden Fällen identisch und wird in den Ectadenien gebildet. Von der erweiterten Partie biegt der Ductus ejaculatorius nach oben und geht allmählich in die vier sehr langen und schmalen Ectadenien über. Die Übergangsstelle ist in der Fig. 19, wo dieselbe jedoch nur tangiert ist, mit de_4 bezeichnet.

Ehe ich mich den Querschnitten zuwende, ist noch auf einen eigentümlichen Teil des männlichen Geschlechtsapparates bei *Lipeurus* aufmerksam zu machen, den ich bei keiner von mir untersuchten Mallophage wiedergefunden habe.

Der betreffende Teil stellt eine rohrförmige Bildung dar und ist in der Fig. 19 mit *rb* (rohrförmige Bildung) bezeichnet. Wir finden dieselbe hier zwischen der ventralen Wand der ventralen Lamelle des Copulationsgliedes, wo dieselbe die stark chitinisierte, obenerwähnte und nach innen hervordringende Partie besitzt, und der Umbiegungsstelle der beiden mit de_2 und de_3 bezeichneten Teile des Ductus ejaculatorius ausgespannt. Ihre Wand ist ganz wie diejenige des Teiles de_2 aus einem einschichtigen kubischen Epithel, das an der Innenseite eine dünne Chitinauskleidung besitzt, aufgebaut. Das Lumen tritt speziell deutlich an Querschnitten hervor und ist, wie es aus dem Querschnitt Fig. 23 *rb* erscheint, von einer kleinen Dorsalfalte etwas eingeengt. In dem medianen Sagittalschnitt Fig. 19 ist die rohrförmige Bildung der Länge nach nur tangiert, da sie nicht völlig median sich befindet (vgl. Fig. 23 *rb*). Daß die betreffende Bildung ectodermal ist,

geht aus der chitinösen Auskleidung derselben ohne weiteres hervor; dagegen ist es schwieriger zu entscheiden, ob sie von der Wand des Copulationsgliedes oder von der Wand des Ductus ejaculatorius durch eine rohrförmige Ausstülpung nach vorn bzw. nach hinten entstanden ist. Letzteres scheint mir am meisten plausibel, da das Lumen der betreffenden Bildung mit dem Lumen des Ductus ejaculatorius in unmittelbarer Verbindung steht, obschon dies wegen der nicht genau medianen Lage der rohrförmigen Bildung nur an etwas lateralen Längsschnitten deutlich hervortritt. Dafür spricht auch die Übereinstimmung hinsichtlich des Baues mit dem mit de_2 bezeichneten Schenkel des Ductus ejaculatorius, sowie der Umstand, daß die kleine Falte in dem Innern auch eine kurze Strecke in demselben Schenkel de_2 fortgesetzt wird.

Trotz sorgfältiger Untersuchung habe ich dagegen keine Mündung in der ventralen Wand des Copulationsgliedes entdecken können. Die rohrförmige Bildung ist daher, wie ich glaube, als ein Divertikel des Ductus ejaculatorius aufzufassen, das von der Umbiegungsstelle seiner beiden Schenkel de_2 und de_3 nach hinten in horizontaler Richtung ausgeht und sich an der erwähnten Stelle an der Hypodermis befestigt; vielleicht wird dadurch die eben hier befindliche, stärker chitinisierte Partie hervorgerufen.

Die Bedeutung der soeben beschriebenen Bildung habe ich nicht ermitteln können. Am nächsten liegt es wohl, an ein Aufhängeband des Ductus ejaculatorius zu denken, da letzterer bei der Copulation ausgestülpt zu werden scheint. Wenigstens gibt Mjöberg (1910) für *Lipeurus perspicillatus* an, daß der ganze Präputialsack bei der Begattung offenbar ausgestülpt wird und dabei sehr weit in die Geschlechtsteile des Weibchens hineindringt. Der Präputialsack soll sehr gut entwickelt sein und aus einem schmaleren und einem breiteren Abschnitt ohne Penis bestehen, ist aber vielleicht mit dem Ductus ejaculatorius verwechselt, wie dies die zitierte Beschreibung wahrscheinlich macht.

Aus der hier oben gegebenen Darstellung geht hervor, daß speziell der Ductus ejaculatorius bei *Lipeurus* eine stattliche Entfaltung erreicht, während das Copulationsglied selbst ziemlich einfach gebaut ist und im Prinzip große Ähnlichkeiten mit demjenigen bei andern Mallophagen aufweist. Eine ausreichende Vorstellung können wir aber nur durch Kombination mit den Querschnittbildern erhalten. Wir finden dann in dem Querschnitt Fig. 20 die Hinterkörperspitze geschnitten und dadurch die Dorsalpartie wie in zwei Hälften zerlegt;

denn das letzte Segment des Hinterkörpers ist hier wie bei der Familie Lipeuridae im allgemeinen ziemlich tief ausgeschnitten. Ventral findet sich die mit dorso-ventralen Muskeln versehene Lamelle in Fig. 19; sie ist median stark ausgehöhlt und enthält einen schwach nach unten gekrümmten, stark chitinisierten Körper (*le*), der der Lamellenbildung *le* in Fig. 19 entspricht. Wir haben es also hier mit einem Tierchen zu tun, wo das Copulationsglied ziemlich weit in dem Körperinnern gelegen ist und außerdem distal in früher beschriebener Weise eine nach unten gerichtete Lage einnimmt. Daher tritt auch der Genitalraum (*gr*) in dem Querschnittbild gut hervor.

Der nächste Querschnitt, der hier Erwähnung finden soll, ist durch die stark chitinisierte Partie in der Dorsalwand des Copulations-

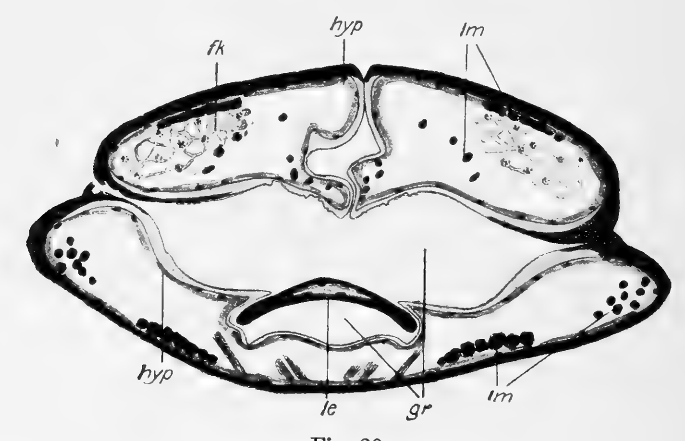


Fig. 20.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

apparates in Fig. 19 geführt und in der Fig. 21 abgebildet. Der noch einheitliche Genitalraum ist durch das breite und ziemlich abgeplattete Copulationsglied (*cop*) wie in zwei Etagen, eine dorsale und eine ventrale, die miteinander lateral in Verbindung stehen, zerlegt. Die Wände sind mit Chitinzacken, aber nur in der Medianpartie, dorsal und ventral ziemlich dicht besetzt. Lateral geht jederseits, etwas nach oben und innen eine Falte, die an ihrer Ventralseite ausgehöhlt ist und hier die stark chitinisierten Parameren (*p*) verbirgt.

Das Copulationsglied (*cop*) selbst ist deutlich aus einer dorsalen und einer ventralen Lamelle zusammengesetzt, die das schmale Lumen *de* zwischen sich fassen. Speziell an der Dorsalseite ist die Chitinisierung sehr kräftig und nimmt fast völlig die ganze Breite des Copulationsgliedes ein. Ähnliches ist auch ventral der Fall, obschon

die Chitinschicht und zwar in der Medianlinie hier eine beträchtliche Verdünnung aufweist.

Wenn wir nach vorn in der Querschnittserie fortschreiten, wird dasselbe Bild wie in dem Querschnitt Fig. 21 nur in einigen wenigen Schnitten beibehalten. Dann vereinigen sich die beiden obenerwähnten Lamellen lateral, neue stark chitinisierte Partien treten in der Wand des Copulationsgliedes auf, die beiden Parameren dehnen sich in dorsoventraler Richtung etwas aus und erscheinen als Anhangsteile des Copulationsgliedes, an dem sie sich mit breiter Basis befestigen. Dies alles geht aus dem Querschnitt Fig. 22 gut hervor. Wie es durch das

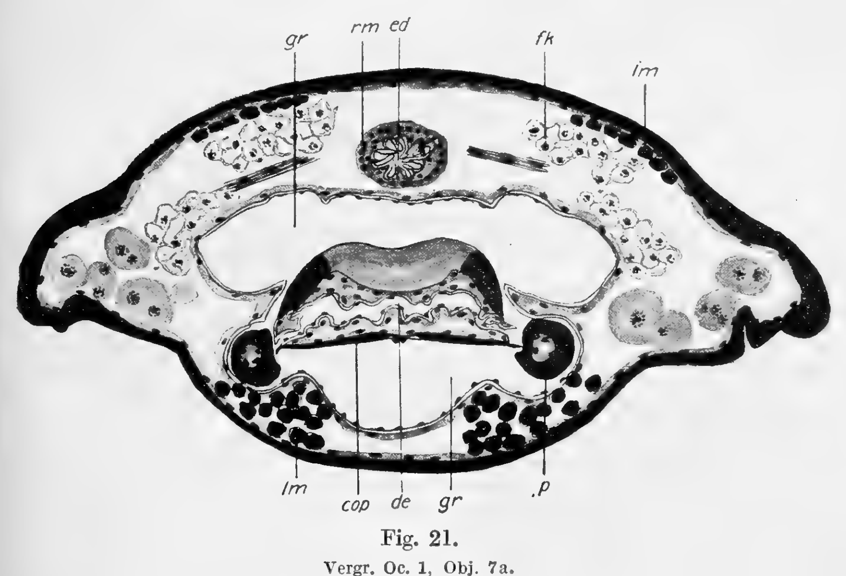


Fig. 21.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

Vorhandensein der außerordentlich dicken Chitinpartie *cs* begreiflich wird, ist der betreffende Querschnitt durch die in entsprechender Weise bezeichnete Chitinverdickung in der Ventralwand des Copulationsgliedes in Fig. 19 geführt. Demgemäß finden wir etwas dorsal die früher beschriebene »rohrförmige Bildung« (*rb*) der Quere nach geschnitten und noch mehr dorsal im Lumen des Copulationsgliedes zwei rundliche freie Bildungen (*fe*), die ja tatsächlich von oben her in das betreffende Lumen eindringende Faltenbildungen repräsentieren (vgl. Fig. 19). Seitlich von den letzteren sehen wir noch einige Falten von derselben Natur, die mehr nach vorn kräftiger und mehr chitinisiert werden.

In den lateralen Teilen des Copulationsgliedes treten auch die basal geschnittenen Parameren (*p*) als klauenförmige Bildungen hervor.

Nach oben und unten von den letzteren sind noch zwei stark chitinisierte Partien zu sehen. Erstere können noch éine Strecke weit nach vorn verfolgt werden und gehen dann unmittelbar in die stärker chitinisierten Ränder der Basalplatte (Fig. 23 *bp*) über, während letztere zwei nach hinten und median von den klauenförmigen Basalpartien der beiden Parameren gelegenen, ebenfalls klauenförmigen Ausstülpungen der Ventralwand des Copulationsgliedes zuzurechnen sind.

Das Copulationsglied ist noch von der Wand des Genitalraumes (*gr*) völlig frei. Wir können jedoch schon hier jederseits ventro-lateral eine schmale, nach oben gerichtete Falte (*fe*) beobachten, die mit dem

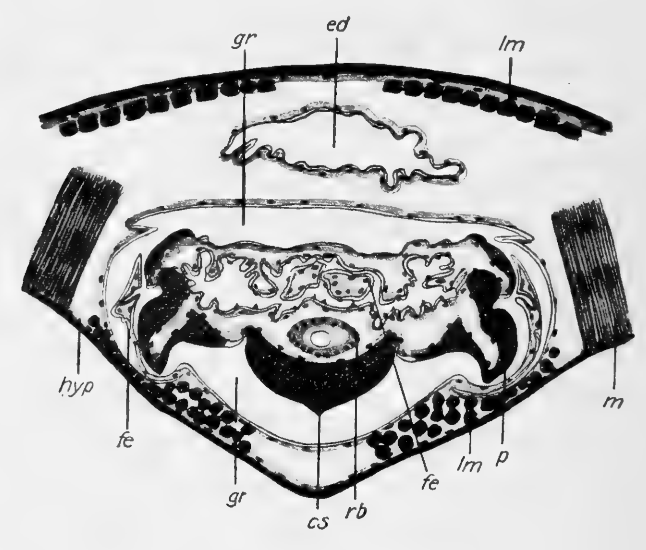


Fig. 22.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7 a.

oberen Teil gegen die oberen lateralen Teile des Copulationsgliedes biegt. Die beiden betreffenden Falten sind in mehreren Querschnitten ersichtlich und stellen tatsächlich zwei flügelförmige, laterale Ausstülpungen der in dem Längsschnitt Fig. 19 ersichtlichen Falte (*fe*) dar. Etwas mehr nach vorn werden sie mit den oberen Teilen mit der Oberseite des Copulationsgliedes vereinigt, das also wie zwei von unten her ausgehende Aufhängebänder erhält. In den folgenden Querschnitten werden die durch das soeben beschriebene Verhältnis entstandenen Etagen des Genitalraumes immer kleiner und mehr plattgedrückt, während gleichzeitig das Lumen des Copulationsgliedes eine beträchtliche Erweiterung erfährt, so daß zuletzt das in der Fig. 23 dargestellte

Bild in der Querschnittserie erscheint. Ein Blick auf die Fig. 19 lehrt, daß dieser Querschnitt ziemlich weit nach vorn, durch die Vorderpartie der »rohrförmigen Bildung« (*rb*), geführt sein muß. Dorsal finden wir demgemäß nur einen spaltenförmigen Rest (*gr*) des Genitalraumes, während ventral der Basalplattensack (*bps*) mit kaum ersichtlichem Lumen hervortritt. Die Wände des letzteren sind stark chitinisiert, vor allem lateral und dorsal, ganz wie ich es für *Gliricola*, *Gyropus*, *Menopon* u. a. beschrieben habe, und von einer außerordentlich kräftigen Längsmuskulatur (*lm*) umgeben. Zwischen dem Rest des Genital-

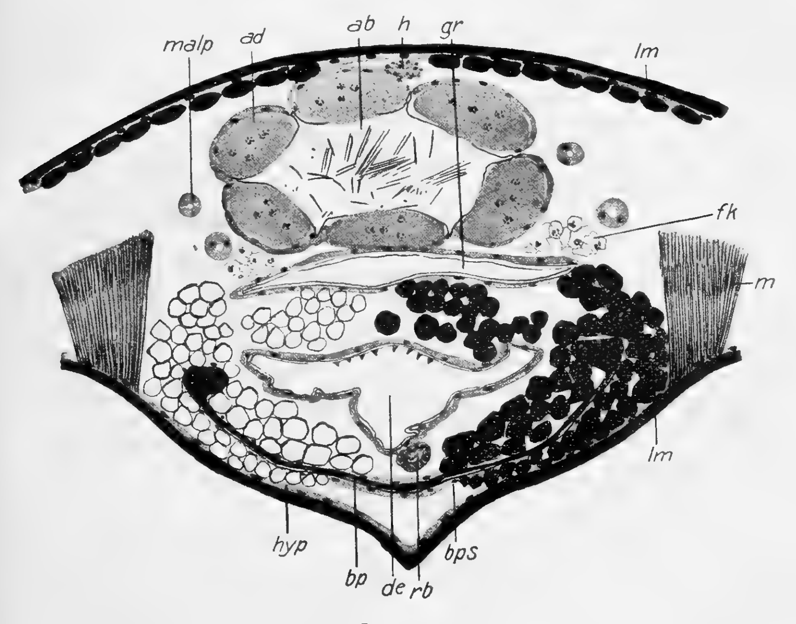


Fig. 23.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

raumes (*gr*) und dem Basalplattensack (*bps*) erscheint das hier kräftig erweiterte Lumen des Copulationsgliedes (*de*) sowie ventral und etwas lateral die »rohrförmige Bildung« (*rb*).

Um meine Darstellung mit Hilfe von Querschnitten zu vervollständigen, habe ich auch einen Querschnitt durch die stark chitinisierte Wandpartie des in dem Längsschnitt Fig. 19 mit de_1 bezeichneten Teils des Ductus ejaculatorius in Fig. 24 wiedergegeben (vgl. Fig. 19). Das Bild ist hier hinsichtlich der Geschlechtsteile vereinfacht, indem nur die drei früher erwähnten Teile, de_1, de_2 und de_3, des Ductus ejaculatorius, sowie der Basalplattensack nebst Basalplatte (*bp*)

geschnitten worden sind. Die Einzelheiten gehen ohne weiteres hervor und sind übrigens schon früher für die Teile de_2 und de_3 des Ductus ejaculatorius näher beschrieben. Außerdem ist hier nur auf die etwas abgeänderte Beschaffenheit der Basalplatte (*bp*) aufmerksam zu machen (vgl. Fig. 23).

Durch Kombination von Längs- und Querschnitten können wir zuletzt eine gute Vorstellung über die Konturen des Ductus ejaculatorius sowie über diejenigen der Ectadenien erhalten. Eine solche Rekonstruktion ist in der Fig. 25 von der Dorsalseite gesehen sche-

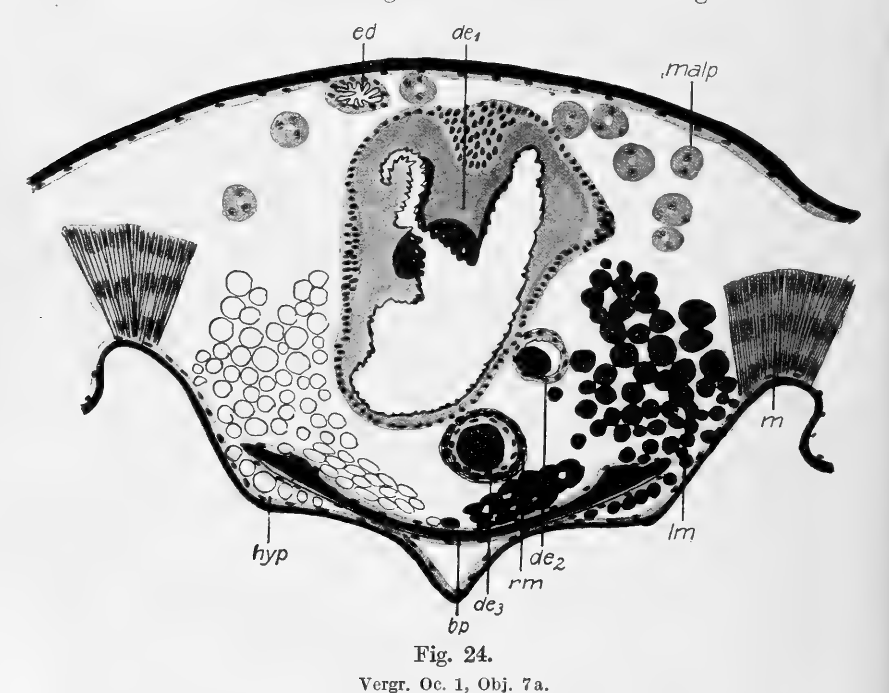


Fig. 24.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

matisch wiedergegeben. Das ziemlich breite Copulationsglied (*cop*) schwillt nach vorn allmählich zu einer birnförmigen Erweiterung (de_1) an, die, wie schon erwähnt wurde, einen Teil des Ductus ejaculatorius repräsentiert. In der Vorderpartie derselben nach rechts geht sie in den schmalen, rohrförmigen zweiten Teil de_2 des Ductus ejaculatorius scharf über, der nach hinten läuft, dann wieder nach vorn umbiegt und unter allmählicher Erweiterung des dritten Teiles, de_3, den Ductus ejaculatorius liefert, der an seiner Vorderpartie die vier länglichen Ectadenien (*ekt*) trägt. An der Umbiegungsstelle zwischen den Teilen de_2 und de_3 besitzt ersterer den rohrförmigen, schmalen,

nach hinten ziehenden Divertikel (*rb*), den ich oben als »rohrförmige Bildung« bezeichnet habe.

Auch die Ectadenien besitzen einen und zwar von ihrer gemeinsamen Basalpartie ausgehenden Divertikel (*ao*). Derselbe ist ebenfalls unpaar und befindet sich größtenteils nach links von der Medianlinie des Hinterkörpers. Er ist weiter wurstförmig gekrümmt und nach oben gerichtet; nur die etwas angeschwollene Vorderpartie desselben liegt median.

Die Wand des Divertikels ist wie diejenige des Ductus ejaculatorius und der Ectadenien von einer Epithel- und einer Muskelschicht aufgebaut, die hier aber beträchtlich verdickt sind. Die Bedeutung des Divertikels habe ich nicht ermitteln können. Der Inhalt desselben besteht aus einem körnigen Koagulat, dagegen habe ich hier nie Spermatozoen gefunden.

Fig. 25.

Die Ectadenien bestehen, wie es aus der Fig. 25 hervorgeht, aus zwei länglichen Ausstülpungen einer gemeinsamen Basalpartie, die eine Strecke nach vorn jederseits gefurcht werden und dadurch ein nach außen liegendes, kurzes Divertikel erhalten. Es sind also wie bei *Gliricola*, *Gyropus* u. a. vier, von denen die beiden lateralen kürzer sind als die beiden median gelegenen. Ähnlich wie bei *Gliricola* u. a. sind auch Spermatozoen nur in den beiden letzteren zu beobachten. In allen können wir aber ein körniges, in Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbtes Koagulat erblicken, das von derselben Natur ist wie das in dem Ductus ejaculatorius befindliche (vgl. Fig. 19 de_3). Auch im Epithel der Ectadenien finden wir ähnliche Körnchen zahlreich wieder, die vielleicht das soeben erwähnte Koagulat bilden. An Querschnitten können wir am besten beobachten, daß die Ectadenien nicht nebeneinander, sondern übereinander liegen, so daß sie in der Querschnittserie zuerst als zwei, dann als vier, dann wieder als zwei übereinander und etwas lateral von der Medianlinie liegende, rundliche Bildungen hervortreten[1].

[1] In der Fig. 25 sind jedoch die Ectadenien in der Horizontalebene wiedergegeben.

Die beiden medianen Ectadenien biegen mit ihren blinden Enden scharf nach rechts und werden daher in einigen wenigen Querschnitten der Länge nach geschnitten (vgl. Fig. 25).

Nach dieser Beschreibung über die männlichen Geschlechtsorgane bei *Lipeurus* können wir also zusammenfassend hervorheben, daß der ganze Apparat in dem allgemeinen Bauplan komplizierter ist als bei andren Mallophagen, was natürlich speziell für das Copulationsglied zutrifft, gleichzeitig auch in komplizierterer Weise mit Chitinpartien u. a. ausgerüstet ist, obschon sich *Lipeurus* von andren Mallophagen im Prinzip nur durch das Vorhandensein der »rohrförmigen Bildung« und das wurstförmige Divertikel der gemeinsamen Basalpartie der Ectadenien unterscheidet.

Frühere, sehr spärliche und fragmentarische Angaben über dasselbe Thema bei den Lipeuridae verdanken wir Kramer (1869) und Snodgrass (1899). Die Darstellung Kramers über *Lipeurus jejunus* kann ich hier ganz unberücksichtigt lassen, da dieselbe schon von Snodgrass zitiert worden ist. Snodgrass' eigene Beschreibung über *Lipeurus fuliginosus-major* hat nur mit den Chitinstützen des Copulationsgliedes zu tun und verdient daher hier keine Erwähnung (vgl. l. c. Taf. XIV, Fig. 1). Dasselbe gilt auch für die Erörterungen Mjöbergs (1910). Nach ihm soll der Begattungsapparat bei den Lipeuridae einfach sein. Seine Beschreibung über die hinteren Teile des Geschlechtsapparates bei *Lipeurus perspicillatus* ist sehr oberflächlich und für meinen Zweck bedeutungslos.

b. Weibchen.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind bei *Lipeurus* sehr einfach gebaut und entbehren der Lamellen- und Drüsenbildungen, die ich bei *Gliricola* und *Gyropus* beschrieben habe. Wir finden daher in dem medianen Sagittalschnitt Fig. 26 einen spaltenförmigen Genitalraum (*gr*), der stark chitinisiert ist und in der Dorsalwand deutliche Segmentgrenzen aufweist (vgl. *Pseudomenopon trideus*, Fig. 17). Eine Strecke weit nach vorn biegt der Genitalraum als Vagina (*vg*) nach oben und erhält eine sehr kräftige, ringförmige Muskulatur (*rm*). Dann erfolgt wieder eine Umbiegung und die Vagina geht zuletzt in die unpaare Partie der Ovidukte (*od*) ohne scharfe äußere Abgrenzung über. Die Grenze wird jedoch innerlich wie gewöhnlich durch das Fehlen einer Chitinbekleidung in den Ovidukten markiert. Die proximale Partie der Vagina enthält wie die unpaare Partie

der Ovidukte eine schwarze, koagulatenähnliche Substanz, die mit derjenigen in dem Ductus ejaculatorius des Männchens beschriebenen identisch zu sein scheint. Nach vorn weitet sich die unpaare Partie der Ovidukte beträchtlich aus und ist immer mit Koagulat ausgefüllt. Letzteres ist auch in den beiden paarigen Teilen derselben zu beobachten.

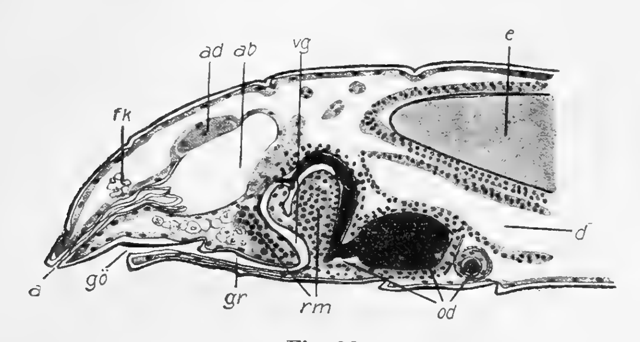


Fig. 26.
Vergr. Oc. 4, Obj. 3.

Querschnitte durch die soeben erwähnten Geschlechtsteile bieten nichts Bemerkenswertes dar. In dem Genitalraum finden wir eine kurze Strecke lateral und von der ventralen Wand ausgehend zwei sehr kurze Falten. Das Lumen der Hinterpartie der Vagina wird durch eine unpaare, dorsale Falte u-förmig.

8. *Goniocotes hologaster* N.

a. Männchen.

Die männlichen Geschlechtsorgane bei *Goniocotes hologaster* stellen hinsichtlich des Baues des Copulationsgliedes einen neuen Typus dar, der sich topographisch am besten mit demjenigen bei *Menopon pallidum* vergleichen läßt. Um einen Vergleich zu erleichtern, ist in Fig. 27 ein medianer Sagittalschnitt durch den Hinterkörper eines völlig geschlechtsreifen *Goniocotes*-Männchens wiedergegeben. Wir können hier sogleich beobachten, daß der allgemeine Bauplan des Hinterkörpers derselbe ist wie bei der soeben erwähnten Mallophage. So ist dorsal die Analöffnung (*a*) ersichtlich, von der nach vorn ein ziemlich langer und mit starken Ringmuskeln (*rm*) versehener Enddarm leitet, der sich zuletzt zur Analblase (*ab*) mit Analdrüsen (*ad*) erweitert.

Etwas ventral von der Analöffnung ist noch eine Öffnung zu sehen, die in einen ziemlich großen Genitalraum (*gr*) führt. Letzterer entspricht dem Genitalraum bei *Menopon*, *Lipeurus* u. a. und enthält

wie bei diesen das Copulationsglied (*cop*). Der Genitalraum wird auch hier von zwei dorsal vom Copulationsglied gelegenen Lamellenbildungen in Etagen zerlegt. Die am meisten dorsal gelegene Lamelle ist wie bei *Menopon* sehr viel kürzer als die mehr ventral gelegene, die sich ziemlich weit nach hinten und oben streckt, dorsal distal sowie ventral basal eine stärkere Chitinisierung aufweist und außerdem ventral einige nach hinten gerichtete Zacken trägt. Letztere Chitinpartie — hier wie an übrigen Körperteilen mit schwarz ausgezeichnet — dient als Ansatzstelle für mehrere sehr kräftige und lange Längsmuskeln (*lm*), die nach vorn ziehen und sich an verschiedenen Stellen der Basalplatte (*bp*) befestigen. Diese ist wie gewöhnlich dorsal sehr viel dicker als ventral und streckt sich nach vorn in das fünfte Abdominalsegment hinein.

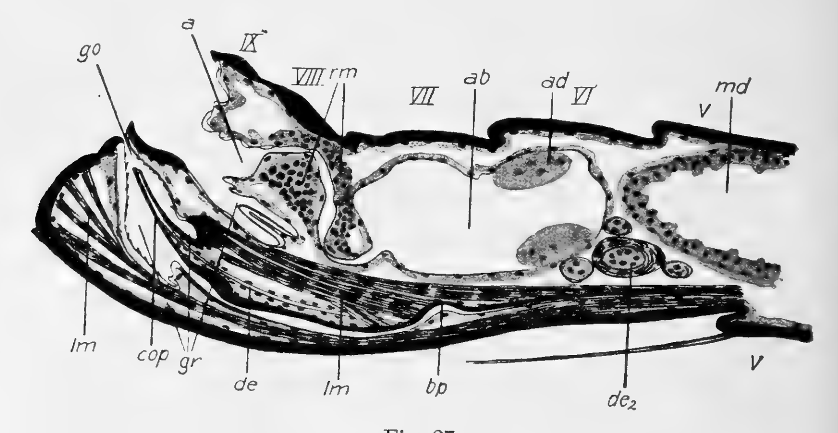


Fig. 27.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

Sie tritt jedoch bei *Goniocotes* nicht so gut wie bei andern von mir untersuchten Mallophagen an Totalpräparaten hervor, da sie durch die ungewöhnlich stark chitinisierten Sternite der ·übrigen Abdominalsegmente überdeckt wird (vgl. Fig. 27). Die Segmentgrenzen dieser letzteren sind außerdem an median gelegenen Schnitten nicht ersichtlich, wodurch sie zusammen schon an Totalpräparaten als eine einheitliche Partie erscheinen, die bogenförmig gekrümmt bis an die Hinterkörperspitze verfolgt werden kann, wie dies die Fig. 27 veranschaulicht (vgl. auch *Lipeurus*, Fig. 19).

Die ventrale Wand des Genitalraumes (*gr*) wird von einer Lamelle gebildet, die distal sehr verdickt ist und dorsal nach hinten gerichtete Zacken, sowie etwa an der Mündungsstelle des Basalplattensackes, wie bei *Lipeurus*, eine hier allerdings sehr kurze und nach hinten gerichtete

Falte trägt. Im Innern der Lamelle befestigen sich an die breite distale Partie strahlförmig mehrere Längsmuskeln (*lm*), die nach vorn konvergieren und sich an der Ventralseite der Basalplatte inserieren.

Das Copulationsglied (*cop*) selbst ist hier ziemlich kurz und stellt eine schwach nach oben gekrümmte, rinnenförmige Bildung mit stark chitinisierten Wänden dar. Daß es sich um eine Rinne und nicht um ein Rohr handelt, machen vor allem Querschnitte sehr wahrscheinlich, dagegen nicht Längsschnitte, da die nach oben gewandte Mündung der Rinne außerordentlich schmal erscheint. Dasselbe gilt auch von dem Lumen des Copulationsgliedes, das übrigens durch keine Zacken oder Falten, wie z. B. bei *Lipeurus*, eingeengt wird. Das Copulationsglied ist daher auch sehr einfach gebaut und stellt überhaupt den einfachsten Typus unter den von mir bisher untersuchten Mallophagen dar. Ob ein rinnenförmiges Copulationsglied als eine primäre Eigenschaft aufzufassen ist, von dem sich dann ein rohrförmiges sekundär entwickelt hat, muß noch dahingestellt werden.

Der nach vorn ziehende Ductus ejaculatorius (*de*) ist wegen seiner fadenförmigen Beschaffenheit schwer zu entdecken und verliert sich nach einer kurzen Strecke zwischen den oberhalb der Basalplatte ziehenden Längsmuskeln, um dann wieder in der Fig. 27 de_2 zwischen Analblase (*ab*) und Mitteldarm (*md*) quergeschnitten aufzutauchen. Er ist hier sehr viel dicker als vorher und besitzt eine deutliche Ringmuskulatur. Ein Vergleich mit *Menopon* (Fig. 4) zeigt also eine große Übereinstimmung, wie dies die soeben gegebene Beschreibung ohne weiteres lehrt. Nur ist bei *Goniocotes* vor allem die Genitalmuskulatur sehr viel kräftiger als bei *Menopon* sowie die Chitinisierung überhaupt.

Zuletzt ist hier auch etwas über die Querschnittbilder von den soeben besprochenen Geschlechtsteilen sowie von den Ectadenien zu erwähnen, da letztere nicht gut an Längsschnitten studiert werden können.

Wir finden an Querschnitten durch den distalen Teil des Copulationsgliedes hier im Prinzip dieselben Teile wie in dem Querschnitt Fig. 5 bei *Menopon* wieder. Dorsal ist der Enddarm mit einigen radiären Muskeln und ventral die Hypodermis mit einer dicken Chitinschicht geschnitten. Der Genitalraum ist ebenfalls hier durch die dorsal von dem Copulationsglied liegende, breite und hohe Lamelle stark eingeengt; letztere weist lateral und ventro-median eine stärkere Chitinisierung auf und enthält außerdem im Innern lateral jederseits einen mächtigen, quergeschnittenen Längsmuskel. Das Copulationsglied selbst ist dagegen sehr klein, im Querschnitt etwa birnförmig und tritt, wie früher erwähnt, als eine Rinne hervor.

Parameren sind hier nicht vorhanden und werden auch in den übrigen Schnitten vermißt, so daß wir es bei *Goniocotes* mit einer Mallophage zu tun haben, wo diese sonst allgemeinen Bildungen nicht vorkommen. Lateral vom Copulationsglied finden wir jedoch an der Basalpartie desselben befestigt jederseits zwei übereinander gelegene, schwach nach oben gekrümmte, steife Haare, die mit der Basalpartie des Copulationsgliedes gelenkig verbunden sind.

Die mehr nach vorn gelegenen Querschnitte, die durch die Basalpartie des Copulationsgliedes und dann durch den distalen Teil des Ductus ejaculatorius geführt worden sind, weisen nichts Bemerkenswertes auf. Die Basalplatte ist ziemlich breit, stark chitinisiert und mit den verdickten Rändern nach oben und innen gekrümmt. Sie umfaßt teilweise die kräftige Genitalmuskulatur, wo der sehr schmale Ductus ejaculatorius eingebettet liegt. Noch mehr nach vorn wird die Basalplatte beträchtlich schmäler und dünner und stellt zuletzt eine horizontal gelegte, kurze Chitinspange ohne nach oben gebogene Ränder dar.

Der Ductus ejaculatorius befindet sich in derselben Lage im Verhältnis zur Basalplatte fast über der ganzen Länge derselben, biegt dann seitwärts um und geht allmählich nach mehreren Windungen in die Ectadenien über. Diese sind in Vierzahl vorhanden und liegen nebeneinander in der einen Hälfte des Hinterkörpers. Sie sind alle keulenförmig angeschwollen; die beiden median gelegenen sind wie gewöhnlich am größten, besitzen eine wohlentwickelte Epithel- und Muskelschicht und weisen im Innern ein plasmatisches Koagulat mit eingebetteten Spermatozoenbündeln auf. Die beiden in ähnlicher Weise gebauten lateralen sind dagegen dünnwandig und nur mit Koagulat erfüllt.

b. Weibchen.

Wegen Mangel an Material habe ich hier leider keine Studien vornehmen können.

9. *Goniocotes compar* N.

a. Männchen.

Die männlichen Geschlechtsorgane sind bei *Goniocotes compar* wegen der Kleinheit der niederen Teile schwer klarzulegen, während die Testes und die Spermatozoen sich durch ihre Größe auszeichnen und den Hinterkörper fast völlig ausfüllen. Soweit ich zuerst an Totalpräparaten habe beobachten können, ist das Copulationsglied sehr lang und schmal und entbehrt im Innern aller Falten- und Zähnchenbil-

dungen. Auch Parameren werden hier wie bei *Goniocotes hologaster* vermißt. Basal am Copulationsglied finden sich jedoch zwei ziemlich stark chitinisierte, längliche Partien, die wenigstens distal voneinander frei sind und in scharfen, etwas nach innen gekrümmten Spitzen auslaufen. Ob sie mit Parameren homologisiert werden können, muß dahingestellt werden; sie sind jedenfalls gar nicht paramerenähnlich. Eine lange, nicht allzu stark chitinisierte Basalplatte ist vorhanden und tritt wie gewöhnlich nur mit ihren verdickten, nach oben gebogenen Rändern hervor.

Dies alles wird durch Schnittstudien bestätigt. Diese lehren auch, daß der Ductus ejaculatorius sehr lang und großlumig und innen von Chitin, wie es scheint, der ganzen Länge nach ausgekleidet ist. Er bildet mehrere Schlingen und besitzt proximal vier Ectadenien von gewöhnlicher Beschaffenheit.

b. Weibchen.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind bei *Goniocotes compar* nach dem bei den Mallophagen bekannten Typus gebaut, wie dies ein Blick auf den medianen Längsschnitt Fig. 28 ohne weiteres lehrt. In der

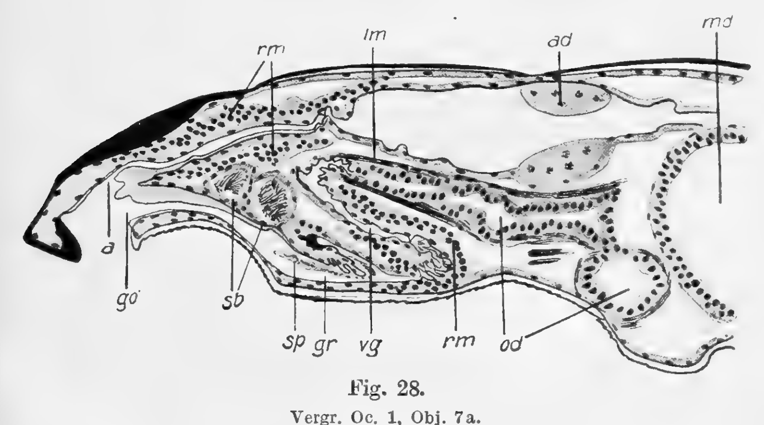


Fig. 28.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

Dorsalwand des Genitalraumes können wir aber eine ziemlich kräftig entwickelte Falte erblicken, die nach vorn und unten gerichtet ist und an ihrer freien Spitze einige kleinere Faltenbildungen aufweist. Die Basalpartie der Falte ist oben stärker chitinisiert und besitzt tatsächlich hier die Mündungsstelle einer Spermatheca. Von der median gelegenen Mündungsstelle geht ein sehr kurzer, aber ziemlich stark chitinisierter Ausführungsgang lateralwärts und kann daher nicht in dem medianen Sagittalschnitt Fig. 28 ersichtlich werden. Dasselbe

gilt ebenfalls für den größten Teil der Behälter (*sb*) der Spermatheca, die in dem erwähnten Medianschnitt nur tangiert ist und als zwei dicht nebeneinander liegende, mit Spermatozoenbündeln gefüllte Blasenbildungen dorsal von dem Genitalraum (*gr*) hervortritt[1]. In der Tat handelt es sich aber um einen einheitlichen, in der Mitte etwas eingeschnürten Körper, der lateral von der Medianseite gelegen ist, wie dies der Querschnitt Fig. 29 (*sb*) veranschaulicht. Wir können hier den kurzen, ziemlich stark chitinisierten Ausführungsgang nebst seiner median gelegenen Mündungsstelle (*mst*) bemerken, die hier in der Dorsalwand eines kleinen, von dem Genitalraum (*gr*) durch eine Doppelwand geschiedenen Raumes sich befindet. Die Doppelwand repräsentiert natürlich die für den Längsschnitt erwähnte Dorsalfalte des Genitalraumes.

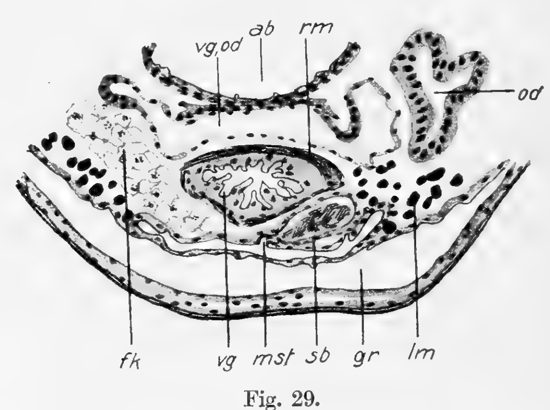


Fig. 29.
Vergr. Oc. 2, Obj. 7a.

Dorsal von der Spermatheca ist die Vagina (*vg*) mit ihrer kräftigen Ringmuskulatur (*rm*) und die Übergangsstelle zwischen der Vagina und dem Eileiter (*vg*, *od*) sowie die Analblase (*ab*) ersichtlich. Meines Wissens sind Spermathecabildungen bei der Familie Goniodidae noch nicht nachgewiesen worden. Dies ist auch, wie ich es für die Familie Menoponidae hervorgehoben habe, recht natürlich, da die Chitinisierung der Spermatheca allzu schwach ist, um sie schon an Totalpräparaten hervortreten zu lassen. Die Spermatheca ist weiter sehr einfach gebaut und ähnelt hierdurch derselben von Holmgren (1908) beschriebenen Bildung bei *Leucotermis tenuis*. Wahrscheinlich ist dies eine primäre Eigenschaft, wenn es natürlich auch nicht für eine nähere Verwandtschaft mit den Isoptera zu sprechen braucht.

[1] Spermatozoenbündel finden sich auch im Genitalraum in der Nähe der dorsalen Falte desselben sowie in der Vagina (vgl. Fig. 28 *sp*).

Spätere Untersuchungen über die verschiedenen Arten der Familie Goniodidae werden vielleicht lehren, daß wir ähnlichen Variationen wie bei der Familie Menoponidae hinsichtlich der Entwicklung der Spermatheca begegnen.

10. *Docophorus ocellatus* N.

a. Männchen.

Hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane bei *Docophorus ocellatus* ist nicht viel zu sagen. Der Vollständigkeit wegen habe ich jedoch in der Fig. 30 einen medianen Sagittalschnitt durch ein völlig geschlechtsreifes Tier wiedergegeben. Wir finden hier dieselben Teile

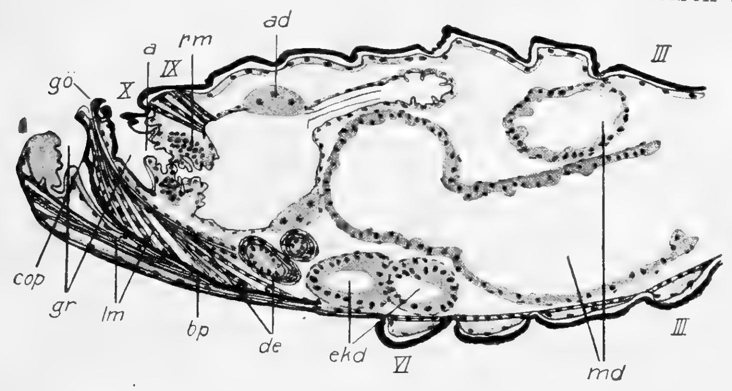


Fig. 30.
Vergr. Oc. 4, Obj. 3.

wie bei andern von mir untersuchten Mallophagen unter denselben Bezeichnungen wieder. Das Copulationsglied (*cop*) stellt eine kurze, im Querschnitt rundliche Ringfalte dar, die in dem kleinen Genitalraum (*gr*) verborgen liegt. Die Wände der ersteren sind dorsal und ventral ziemlich stark chitinisiert und besitzen auch distal jederseits einen kurzen, nach vorn gerichteten Chitinzahn, zwischen denen die kleine Geschlechtsöffnung (*gö*) sich befindet. Die Innenwände der Ringfalte sind mit dünnem Chitin ausgekleidet und gehen nach vorn in den eigentlichen Ductus ejaculatorius (*de*) über, der anfangs sehr schmal ist und unter allmählicher Erweiterung in die ziemlich kurzen, aber dickwandigen Ectadenien (*ekd*) mündet. In seiner erweiterten Partie verliert der Ductus ejaculatorius die Chitinauskleidung, erhält dagegen eine kräftige Ringmuskulatur, die sich ebenfalls über die Ectadenien, obschon beträchtlich verdünnt, ausdehnt (vgl. Fig. 30 *de*). Parameren sind wie gewöhnlich vorhanden, hier aber ziemlich weit distal geschoben.

Das Copulationsglied (*cop*) wird bei *Docophorus* von einer Basalplatte (*bp*) gestützt. Sie ist hier aber verhältnismäßig sehr kurz und schmal und tritt an Querschnitten als eine kurze Querspange mit verdickter Dorsalwand ohne verdickte oder nach oben gebogene Ränder hervor. Sie dient wie gewöhnlich als Ansatzstelle für zahlreiche dorsale und ventrale Längsmuskeln (*lm*). Die letzteren befestigen sich distal an der unten mehrmals erwähnten, ventralen Lamellenbildung des Hinterkörpers, die dorsal wie bei *Gyropus*, *Lipeurus*, *Goniocotes* u. a., eine nach hinten gerichtete Falte trägt. Wie bei den beiden letztgenannten Mallophagen bilden die Sternite auch hier median durch Wegfall der Segmentgrenzen eine einheitliche, stark chitinisierte Partie, wodurch die Basalplatte an Totalpräparaten nicht ersichtlich wird, während die entsprechenden Tergite sich wie gewöhnlich verhalten (vgl. Fig. 19, 27 u. a.).

Die *Docophorus*-Arten sind hinsichtlich der männlichen Geschlechtsorgane sehr wenig bekannt und meines Wissens nur von Snodgrass (1899) und Mjöberg (1910) für *Docophorus lari* bzw. *Docophorus melanocephalus* fragmentarisch behandelt. Snodgrass hat nur die Chitinpartien des Copulationsgliedes (»chitinous genitalia«) beschrieben und auf die Ähnlichkeit mit dem Copulationsglied bei *Nirmus pacificus* hingewiesen. Speziell hervortretend scheinen zwei bewegliche, an der Basis des Copulationsgliedes befestigte Chitinstäbchen zu sein (vgl. Snodgrass, Taf. XIV, Fig. 8, l. c.). Diese hat offenbar auch Mjöberg bei *Docophorus melanocephalus* beobachtet und als Parameren bezeichnet, was ich unzweifelhaft für richtig halte. Dagegen kann ich gar nicht für *Docophorus ocellatus* beistimmen, wenn der genannte Verfasser für *Docophorus melanocephalus* sagt: »Als den Präputialsack deute ich einen blasenförmigen, aufgetriebenen Sack, der den langen und schmalen Penis umgibt«, l. c. S. 250, da ich bei meiner *Docophorus*-Art sowie bei *Docophorus pertusus* solches nie habe beobachten können. Ich will aber auch darauf aufmerksam machen, daß das Vorhandensein eines »Präputialsackes« und eines »Penis« bei einer andern *Docophorus*-Art sehr wohl denkbar ist, wenn wir nämlich mit ersterer die distale, oft mit Chitinzähnchen besetzte Partie des Ductus ejaculatorius, mit letzterem eine mehr proximal befindliche Ringfalte des Ductus ejaculatorius, die nach hinten in das Lumen des ersteren hervorspringt und also von dem »Präputialsack« »umgeben« wird, verstehen. Solches habe ich ja bei der Gattung *Gliricola* und *Gyropus* beobachtet. (Vgl. übrigens meine frühere Arbeit über die Mallo-

phagenanatomie. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CXV, 1916, Fig. 24 u. 28.)

b. Weibchen.

In ihren Hauptzügen scheiden sich die weiblichen Geschlechtsorgane bei *Docophorus ocellatus* nicht prinzipiell von denjenigen andrer von mir untersuchter Mallophagen, wie es aus dem teilweise wiedergegebenen, medianen Längsschnitt Fig. 31 hervorgeht. Bei unsern Tieren bemerken wir aber noch eine Bildung, die wir schon früher bei den Gattungen *Menopon*, ***Pseudomenopon*** und *Goniocotes* beobachtet haben und die auch hier eine Spermatheca von bedeutender Größe repräsentiert. Sie tritt bereits an Totalpräparaten von älteren Tieren gut hervor

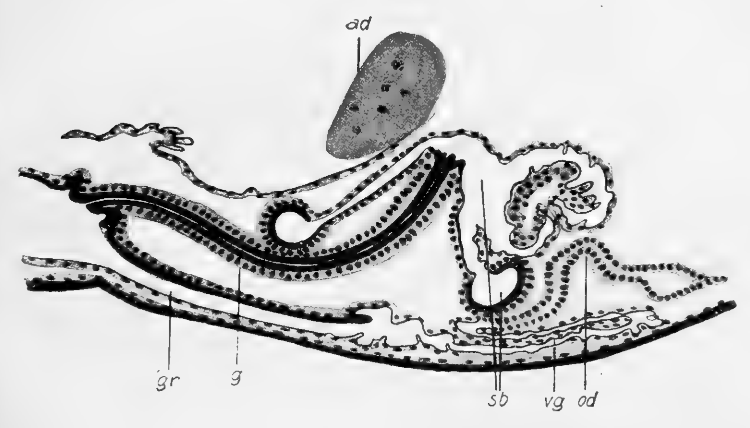


Fig. 31.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

und ist schon von Mjöberg (1910) gesehen und für *Nirmus lineolatus* N. folgendermaßen beschrieben: »Sie hat hier ganz dieselbe Lage und Form, ist mehr oder weniger gerundet und trägt am Anfang des Ausführungsganges eine kreisrunde Chitinscheibe, die wie konzentrisch geringelt ist. Gerade von der Mitte dieser Scheibe geht der auch hier gut chitinisierte Ausführungsgang heraus und mündet in die Vaginalwand«, l. c. S. 255. Ähnliches soll auch für die *Docophorus*-Arten gelten. Wir müssen uns nun aber auch Schnittstudien zuwenden, um eine vollständigere Vorstellung über die betreffende Spermathecabildung zu erhalten. Am meisten hervortretend in dem medianen Sagittalschnitt Fig. 31 ist der von einem kräftigen Epithel aufgebaute Ausführungsgang (*g*), der innen sehr stark chitinisiert ist und nach bogenförmigem Verlauf in die Dorsalwand des Genitalraumes (*gr*)

mündet. Der Ausführungsgang trägt an seiner proximalen Partie die eigentliche Spermatheca, d. h. den Behälter (*sb*) der Spermatozoenbündel; sie ist ziemlich stark erweitert und an der Innenseite mit einer dünnen Chitinbekleidung versehen. Nur an zwei Stellen ist hier das Chitin beträchtlich verdickt, näher bestimmt an dem kolbig angeschwollenen Boden zweier Divertikel, von denen das eine dorsal, das andre ventral von dem Ausführungsgang sich befindet. Auch die Epithelschicht ist an diesen beiden Stellen mächtiger entwickelt; sonst stellt sie ein Plattenepithel dar. Eine Ausnahme finden wir aber proximal, wo eine Partie der Epithelwand der Spermatheca wie nach innen gestülpt ist; hier ist, wie es aus der Figur hervorgeht, das Epithel kubisch. Die Spermatheca ist bei diesem jungen Tier ganz leer, d. h. enthält keine Spermatozoen. Bei älteren Tieren ist sie in ihrer proximalen

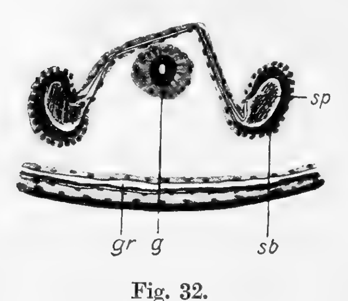


Fig. 32.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

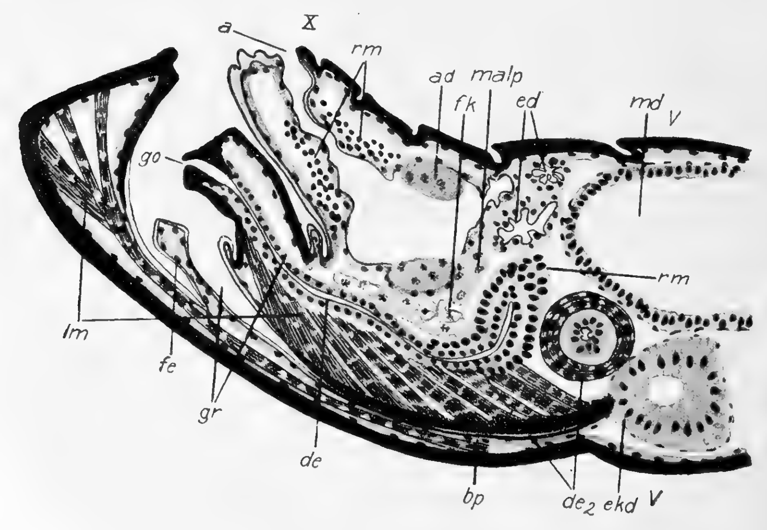


Fig. 33.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

Partie außerordentlich stark erweitert und von Sperma nebst einem deutlichen Koagulat erfüllt. Dies geht aus dem Querschnitt Fig. 32, der einem alten Tierchen entstammt, teilweise ohne weiteres hervor; die Spermatozoen sind mit *sp* bezeichnet und liegen fast ausschließlich

in zwei kolbigen und innen stark chitinisierten Partien des Spermathecabehälters (*sb*), die miteinander wie durch eine schmallumige Rohrbildung kommunizieren. Ventral von letzterer finden wir den Ausführungsgang (*g*) sowie den Genitalraum (*gr*) geschnitten. Der Schnitt muß also etwas nach vorn von der kolbigen Anschwellung des dorsalen Divertikels in Fig. 31 geführt sein. Wenn wir also Längs- und Querschnittbilder kombinieren, finden wir, daß die kolbige Anschwellung tatsächlich eine ringförmige Gestalt besitzt und daß es sicherlich diese ist, die wegen ihrer stärkeren Chitinisierung schon an Totalpräparaten als ein »Chitinring« hervortritt. Daß Mjöberg eine »Chitinscheibe« gesehen hat, ist wohl darin zu suchen, daß die ganze Ventralseite des Spermathecabehälters eine stärkere Chitinisierung aufweist als die Dorsalseite, obschon die weitaus kräftigste Chitinbekleidung zu den Rändern lokalisiert ist. Dieser Beschreibung nach sitzt also der Behälter tütenförmig dem Ausführungsgang auf, so daß die ganze Spermatheca etwa dasselbe Aussehen wie das eines Hutpilzes mit verdickten Rändern des Hutes hat.

11. *Docophorus pertusus* N.

Auch eine andre *Docophorus*-Art, und zwar *Docophorus pertusus* N., wurde von mir untersucht; da aber diese Mallophage im Prinzip hinsichtlich der Geschlechtsorgane mit *Docophorus ocellatus* übereinstimmt, brauche ich hier keine nähere Beschreibung zu geben. Beim Weibchen ist eine wohlentwickelte Spermatheca von derselben Beschaffenheit wie bei *Docophorus ocellatus* vorhanden.

12. *Nirmus uncinosus* N.

a. Männchen.

Die männlichen Geschlechtsorgane bei *Nirmus uncinosus* sind denjenigen von *Docophorus ocellatus* sehr ähnlich, wie dies der mediane Sagittalschnitt Fig. 33 lehrt. Die verschiedenen Teile sind jedoch viel kräftiger ausgebildet, sowie die Chitinisierung überhaupt. Das Copulationsglied (*cop*) ist kurz, kegelförmig, ohne Armatur von Chitinzähnchen und befindet sich wie gewöhnlich in einem hier allerdings großen Genitalraum (*gr*), der in seiner Ventralwand eine Falte trägt (*fe*). Auch basal am Copulationsglied befestigt finden wir dorsal und ventral eine kurze Falte. Erstere wird bei einigen Exemplaren vermißt, während letztere konstant erscheint und lateral jederseits eine sehr kurze Ausstülpung trägt. Die beiden Ausstülpungen müssen als Parameren betrachtet werden, obschon sie nicht als solche in gewöhnlichem

Sinne hervortreten. Der Ductus ejaculatorius (*de*) ist kräftig entwickelt und beschreibt in seiner mit Ringmuskeln (*rm*) versehenen Partie (de_2) mehrere Windungen, ehe er in die vier kurzen, rundlichen Ectadenien (*ekd*) übergeht. Die Basalplatte (*bp*) ist kurz und breit und wird als Ansatzstelle für kräftige, dorsal und ventral gelegene Längsmuskeln in Anspruch genommen. Speziell stark entwickelt sind zwei große Muskelbündel, die jederseits des Ductus ejaculatorius ziehen.

Die männlichen Geschlechtsorgane der *Nirmus*-Arten sind ebenfalls von Snodgrass (1899) und Mjöberg (1910) für *Nirmus pacificus*

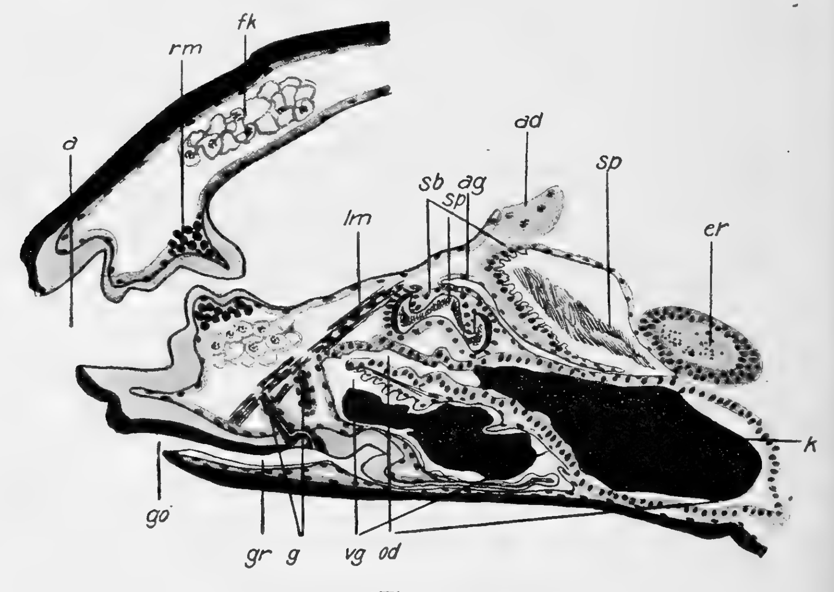


Fig. 34.
Vergr. Oc. 18, Obj. 3.

bzw. *Nirmus pileus* wie gewöhnlich sehr fragmentarisch behandelt. Snodgrass hat nur die Chitinpartien des Copulationsgliedes beschrieben und auf ihre Ähnlichkeit mit denjenigen von *Docophorus lari* hingewiesen. Speziell hervortretend scheinen zwei am Penis befindliche Chitinstäbchen zu sein, die mit einer medianen Chitinpartie beweglich verbunden sind; diese sind auch von Mjöberg beobachtet und als Parameren bezeichnet. Die Größe der Parameren scheint daher bei den *Nirmus*-Arten sehr variabel. Auch wird bei *Nirmus pileus* ein deutlich entwickelter, aus vier miteinander parallelseitigen Chitinstückchen bestehender Penis angegeben; während dagegen der »Prä-

putialsack« klein und ohne Armatur von Chitinhöckerchen sein soll. Diese Beschreibung MJÖBERGS scheint mir mehr als gewöhnlich fragliche, so daß wir hier notwendig eine Nachprüfung abwarten dürfen.

b. Weibchen.

Eine Vorstellung über den Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Nirmus uncinosus* erhalten wir durch den medianen Sagittalschnitt Fig. 34. Der Genitalraum (*gr*) ist schmal, gleichzeitig aber sehr breit, wie dies der Querschnitt Fig. 35 lehrt, und besitzt keine bedeutendere Faltenbildungen. In der Dorsalwand ist eine kurze, breite und nach vorn gerichtete Ausstülpung zu sehen. Diese ist mit dickem

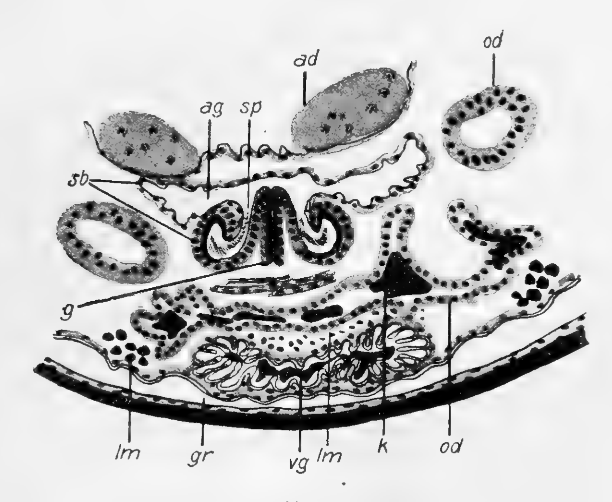


Fig. 35.
Vergr. Oc. 1, Obj. 7a.

Chitin ausgekleidet und kann also nicht mit der bei *Gliricola* und *Gyropus* beschriebenen Anhangsdrüse ohne weiteres homologisiert werden. Sie ist außerdem sehr breit und stellt unzweifelhaft eine Segmentgrenze dar, ähnlich wie ich z. B. bei *Gyropus* und *Pseudomenopon* dorsal im Genitalraum habe beobachten können. Demgemäß dient sie auch hier als Ansatzstelle für segmentale Längsmuskeln, obschon diese nicht an medianen Längsschnitten hervortreten.

Etwas nach hinten von der betreffenden Segmentgrenze bemerken wir in der mit grauer Farbe wiedergegebenen Chitinschicht eine dreieckige mit schwarz bezeichnete Partie, die nach hinten und oben in eine deutliche Rohrbildung (*g*) übergeht. Letztere besitzt ein sehr

schmales Lumen und ist von einer Epithelschicht, einer Fortsetzung der Hypodermis, ausgeschieden. Wir haben es hier mit dem bei *Docophorus ocellatus* beschriebenen Ausführungsgang der Spermatheca zu tun. Dieser befindet sich hier aber nur in seinem Endstück genau median, beschreibt dann einige Windungen, von denen eine etwas nach vorn und oben von dem Endstück ebenfalls geschnitten ist, um zuletzt in den hier lateral gelegenen Spermathecabehälter (*sb*) einzumünden. Die Einmündungsstelle kann also nicht in der Fig. 34 hervortreten. Es handelt sich aber um ganz ähnliche Verhältnisse, die ich für *Docophorus* beschrieben habe. Die Spermatheca selbst ist ventral mit verdicktem und innerlich stärker chitinisiertem Rand versehen, mit Spermatozoenbündeln (*sp*) gefüllt und sitzt dem geringelten Gang auf, wie dies der Querschnitt Fig. 35 veranschaulicht. Unmittelbar dorsal von der ventralen Partie des Spermathecabehälters bemerken wir in der Fig. 34 einen abgeplatteten Gang (*ag*), der nach vorn zieht und zuletzt eine blasenförmige Auftreibung bildet, die wie die ventrale Partie des Spermathecabehälters mit zahlreichen Spermatozoenbündeln (*sp*) erfüllt ist. Der betreffende Gang sowie die blasenförmige Erweiterung ist von einer dünnen Chitinschicht ausgekleidet, die ihre Entstehung einem Plattenepithel verdankt. Nur in der Hinterwand der erweiterten Partie ist das Epithel kubisch mit freien Zellspitzen, so daß die Chitinschicht zwischen den Zellen eine Strecke weit hineindringt und daher an dieser Stelle gerunzelt erscheint. Da die Erweiterung jedoch lateral liegt, lehren aber Querschnitte, daß die soeben erwähnten, kubischen Epithelzellen die Seiten derselben bilden, während ihre mediane Partie wie der Gang (*ag*) von einem Plattenepithel aufgebaut ist.

In dem Querschnitt Fig. 35 finden wir den Gang (*ag*) in unmittelbarer und breiter Verbindung mit der ventralen Partie des Spermathecabehälters, so daß es tatsächlich sich um eine einheitliche und ganz ähnliche Bildung wie bei *Docophorus* handelt.

Bei *Docophorus* und *Nirmus* begegnet uns also noch ein Typus einer Spermathecabildung, die einen bedeutenden Raum in dem Hinterkörper einnimmt und als hochspezialisiert betrachtet werden muß; bei den von mir bisher untersuchten Mallophagen kommen somit nicht weniger als vier verschiedenartig gestaltete Spermathecae vor. Sicherlich werden spätere und ausgedehntere Untersuchungen über die Geschlechtsorgane der weiblichen Mallophagen noch neue Typen mit sich führen, die hinsichtlich der Mannigfaltigkeit der Spermathecagestaltung vieles von Interesse bieten werden, während, wie ich glaube,

die übrigen Geschlechtsteile prinzipiell in derselben Weise gebaut wiederkehren, die ich hier oben für meine Repräsentanten einiger Mallophagengattungen näher beschrieben habe.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

a. Männchen.

1. Der Ductus ejaculatorius ist ein schmallumiges oder breitlumiges Rohr, das nur distal oder, aber selten, auch proximal von Chitin ausgekleidet und proximal mit einer Ringmuskulatur versehen, oft wegen seiner Länge geschlängelt ist und bei allen von mir untersuchten Mallophagen an dem proximalen Teil vier wohlentwickelte, selbständige Anhangsorgane oder Ectadenien trägt. Von diesen sind die beiden median gelegenen die weitaus größten und enthalten neben einem Koagulat zahlreiche Bündel von Spermatozoen, während die beiden lateralen viel kleiner sind und nur ein Koagulat im Innern aufweisen. Sie gehen von einer gemeinsamen, kurzen oder langen Basalpartie aus, sind aber sonst voneinander völlig geschieden, wie dies zur vollen Evidenz nur Querschnitte lehren können.

2. In seiner niederen, einer Muskelschicht entbehrenden Partie ist er, wie oben gesagt wurde, von Chitin ausgekleidet und oft an der Innenseite mit zähnchentragenden Faltenbildungen versehen. Solche können auch in demjenigen Teil beobachtet werden, wo der Ductus ejaculatorius die als Copulationsglied bezeichnete Ringfalte bildet, die für gewöhnlich außen stark chitinisiert ist und in dem sogenannten Genitalraum in der Ruhelage verborgen liegt.

3. Basal und lateral besitzt das Copulationsglied die beiden als Parameren bezeichneten, voneinander völlig freien oder miteinander in den vorderen Teilen verwachsenen, rohrförmigen Ausstülpungen, die jedoch ausnahmsweise fehlen können, wie ich z. B. bei *Goniocotes hologaster* beobachtet habe. Sie können stark chitinisiert sein und liegen bisweilen mit ihren distalen Partien in die Wand des Genitalraumes eingesenkt (Fig. 6 *p*).

4. Das Copulationsglied besitzt zuletzt bei einer einzigen der untersuchten Arten und zwar bei *Lipeurus variabilis* eine rohrförmige, innen chitinisierte Bildung, die sich zwischen der ventralen Wand des Gliedes und dem Ductus ejaculatorius ausspannt und allem Anschein nach durch Ausstülpung von letzterem entstanden ist (Fig. 19 *rb*).

5. Das Copulationsglied selbst liegt überall in der Ruhelage in dem sogenannten Genitalraum mehr oder minder vollständig verborgen. Letzterer kann dorsal und ventral mit Chitinzähnchen dicht besetzt

sein und besitzt in den meisten Fällen ventral eine oft ebenfalls zähnchentragende und nach hinten gerichtete Falte (*fe*). Sie wird bei *Menopon pallidum* vermißt.

6. Ventral vom Copulationsglied bildet der Genitalraum nach vorn eine für gewöhnlich breite aber sehr plattgedrückte Ausstülpung, die lang oder kurz sein kann und an der Innenseite stark chitinisiert ist. Die Chitinisierung ist dorsal und an den meistens nach oben gebogenen Rändern am kräftigsten. Die Chitinauskleidung wird als Basalplatte und die Ausstülpung als Basalplattensack genannt. Erstere dient als Ansatzstelle für zahlreiche Längsmuskeln, die an derselben dorsal und ventral befestigt sind. Sie kann auch sehr schmal sein und macht dabei bei gleichförmiger Dicke der Chitinschicht den Eindruck eines einfachen Chitinstabes, wie es z. B. bei *Menopon mesoleucum* der Fall ist. Sie ist aber immer eine einheitliche Bildung, wenn sie auch durch die stärker chitinisierten und nach oben gebogenen Ränder sowohl bei den Amblyceren als bei den Ischnoceren an Totalpräparaten nur als zwei freie Stäbchenbildungen erscheinen kann.

b. Weibchen.

1. Die weiblichen Geschlechtsorgane sind in ihren ectodermalen Teilen sehr gleichförmig gebaut, so daß die Verschiedenheiten nur hinsichtlich des Baues der Spermatheca von prinzipieller Natur sind.

2. Der Genitalraum ist überall sehr gut entwickelt und besitzt eine in seiner Dorsalwand durch segmentale Ausstülpung entstandene Spermatheca, die ich sowohl bei den Amblyceren als bei den Ischnoceren nachgewiesen habe, obschon gar nicht bei allen. Wir wissen bis jetzt zumal nicht, ob sie als eine allgemein vorkommende Bildung aufzufassen ist oder nicht.

3. Wie bei andern Ordnungen der Insekten ist der Bau der Spermatheca bei verschiedenen Arten der Mallophagen mehr oder minder ungleichartig, so daß ich bei den bisher untersuchten Arten vier verschiedene Typen gefunden habe. Bei allen bisher untersuchten besteht sie aus einem oft sehr großen Behälter für die Spermatozoen nebst einem kurzen oder langen für gewöhnlich stark chitinisierten Ausführungsgang, der im ersteren Fall auch mit einer starken blasenförmigen Erweiterung und Divertikelbildung versehen sein kann (Fig. 14 und 16). Der Behälter ist bei allen ebenfalls chitinisiert und besitzt eine mannigfaltige Gestalt, wie es scheint am meisten ausgeprägt bei den Amblyceren. Bei den Ischnoceren (*Docophorus, Nirmus*) ist der Behälter blasenförmig und basal in dem Rand stärker chitinisiert,

so daß die Spermatheca hier als ein Chitinring schon an Totalpräparaten ihr Vorhandensein demonstriert. Da die ringförmige starke Chitinisierung bei den Amblyceren vermißt wird, ist die Spermatheca bei diesen auch bisher übersehen worden, obschon sie hier als eine mächtige Bildung vorkommen kann.

Nachschrift.

Als meine vorliegende Arbeit schon zum Druck abgeliefert war, erschien eine neue Arbeit von CUMMINGS: »Studies on the *Anoplura* and *Mallophaga* usw. Part II, Proceed. of the Zool. Soc. of London (1916). Von seiner verdienstvollen Arbeit ist zunächst zu bemerken, daß CUMMINGS auch Schnittstudien, und zwar an *Lipeurus forficulatus* (♂) vorgenommen hat, so daß ich diese *Lipeurus*-Art mit meiner *Lipeurus variabilis* direkt vergleichen kann. In der Textfig. 28 hat CUMMINGS die männlichen Geschlechtsteile der erwähnten Mallophage in einem Totalbild wiedergegeben, so daß wir zwischen dieser Figur und meiner Fig. 25 Homologisierungsversuche anstellen können. Allem Anschein nach entspricht dann der »end-sac« und die beiden »reservoirs« den beiden medianen bzw. den beiden lateralen Ectadenien, während der »middle sac« in den beiden unpaaren Endstücken der Ectadenien ein Homologon findet; auch der Divertikel (*ao*) der bei *Lipeurus variabilis* von der gemeinsamen Basalpartie der Ectadenien als ein Anhangsorgan ausgeht, ist wahrscheinlich mit den paarigen »accessory glands« zu vergleichen, die wie das Divertikel und die Ectadenien ein Koagulat enthalten. Darüber sagt CUMMINGS wie folgt: Whereas the end-sac contains sperm, the two »reservoirs«, the middle sac, and the two minute vesicles, on each side at the lower end of the latter, contain a coagulable white secretion . . . .,« l. c. p. 685. Hinsichtlich der Schnittstudien ist zu bemerken, daß sie allzu wenig ausreichend sind, um einen eingehenden Vergleich mit den Verhältnissen bei *Lipeurus variabilis* zu erlauben. So viel können wir aber behaupten, daß der Bau der Ectadenien, des Ductus ejaculatorius und des Copulationsgliedes im Prinzip mit *Lipeurus variabilis* übereinzustimmen scheint. Dagegen ist eine »rohrförmige Bildung« (*rb*), die ich für *Lipeurus variabilis* beschrieben habe, nicht von CUMMINGS beobachtet worden, so daß immer detaillierte Untersuchungen an Schnitten sehr wünschenswert sind.

Die weiblichen Geschlechtsorgane sind von CUMMINGS nicht behandelt worden; nur ist das Receptaculum seminis (Spermatheca)

bei der Familie Philopteridae (Docophoridae), und zwar für *Philopterus* (*Docophorus*) *ceblebrachys* N., und für die Repräsentanten *Ibidaecus plataleae* Den. und *Ibidaecus flavus* n. sp. des neuen Genus *Ibidaecus* (*Docophorus*) sowie für *Neophilopterus incompletus* N. beschrieben. Für *Philopterus ceblebrachys* heißt es: »The receptaculum consists of a small more or less circular sac of soft delicate tissue carried by a dark-brown thickly — chitinised calyx at the end of a fine duct leading into the genital chamber....... In *P. ceblebrachys* the calyx is a saucershaped piece of chitin with a rim. The duct enters through the centre of its membranous bottom and debouches at the tip of a large chitinous cone, which overtops the side of the calyx and at its base is continuous with the calyx, so that in optical section it looks as if the bottom has been pushed clean through the centre,« l. c. p. 649. So liegen die Verhältnisse auch bei den von mir untersuchten Arten der Familie Docophoridae, was ich durch Studien an Schnitten habe bestätigen können.

Zuletzt will ich noch bemerken, daß ich während des Druckes meiner Arbeit Gelegenheit gehabt habe, noch einige Mallophagen, und zwar *Colpocephalum* sp. von *Haliaëtus albicilla, Docophorus communis* N., von *Emberiza citrinella, Docophorus asturinus* Mjöb. von *Astur palumbarius* und zuletzt *Nirmus* sp. von *Bolborhynchus* sp. hinsichtlich der Geschlechtsorgane zu untersuchen. Die männlichen Geschlechtsorgane weisen nichts Bemerkenswertes auf, d. h. sind nicht scharf als Typen charakterisiert und dasselhe gilt ebenfalls von den Weibchen. Sowohl bei den Weibchen von *Docophorus* als von *Nirmus* findet sich eine gut entwickelte Spermatheca von dem gewöhnlichen Aussehen, während *Colpocephalum* eine solche Bildung entbehrt.

Stockholm, im Juni 1916.

Verzeichnis einiger speziell berücksichtigter Arbeiten.

Cummings (1916), Studies on the Anoplura and Mallophaga. Proceed. of the Zool. Soc. of London. Part I.

Grosse (1885), Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII.

Holmgren (1908), Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar.

Kramer (1869), Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung Philopterus (Nitzsch). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIX.

MJÖBERG (1910), Studien über Mallophagen und Anopluren. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Bd. VI.

NUSBAUM (1882), Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. V.

PIAGET (1871), Description de quelques parasites du genre *Docophorus*. Tijdschr. v. Entom. Vol. XIV.

SNODGRASS (1899), The Anatomy of the Mallophaga. Contr. to Biol. fr. the Hopkins Seaside Laboratory; Stanford University.

STRINDBERG (1916), Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXV.

Bedeutung der meisten für alle Figuren gültigen Bezeichnungen.

a, Analöffnung;
ab, Analblase;
ad, Analdrüsen;
bp, Basalplatte;
pbs, Basalplattensack;
cop, Copulationsorgan (Penis);
de, de_1—de_4, Ductus ejaculatorius;
e, Ei;
ed, Enddarm;
ekd, Ectadenien;
ep, Epithel;
f, *fe*, Falte;
fk, Fettkörpergewebe;
g, Ausführungsgang der Spermatheca;
gr, Genitalraum;
gö, Geschlechtsöffnung;
h, Herz;
hyp, Hypodermis;
k, Koagulat;
km, Kaumagen;
kr, Kropf;
lm, Längsmuskeln;
m, Muskelzellen oder Muskeln;
malp, MALPIGHIsche Gefäße;
md, Mitteldarm;
od, Oviduct;
p, Parameren;
rb, »rohrförmige Bildung«;
rm, Ringmuskeln;
sb, Samenbehälter;
sp, Spermatozoen oder Samenpatrone;
st, Spermatheca;
vc, Valvula cardiaca;
vg, Vagina.

Die Reduktion und die Regeneration des Cytoplasmas.

Eine Theorie der Plasmogenese.

Von

F. K. Studnička

(Brünn).

Inhalt.

In der Biologie wird allgemein die Richtigkeit des Grundsatzes »omnis cellula e cellula« anerkannt, und in der Tat ist kein Fall bekannt, in dem Zellen anders, als wieder, wenigstens aus Teilen von

Zellen, die da früher waren, oder aus Massen, die einer Mehrzahl von Zellen entsprechen, entstehen würden. Der Zellkern, der das Charakteristische einer Zelle ist, entsteht, wie wir wissen, immer wieder aus einem Zellkern, und man kann sich die Entstehung einer Metazoenzelle — nur um solche handelt es sich ja in dieser Abhandlung — aus extracellulärem Protoplasma, jenem, das da außerhalb der die Zellkerne enthaltenden Protoplasmaklümpchen und Massen vorhanden ist, nicht vorstellen.

Beim Aussprechen des eben erwähnten Grundsatzes sollte man sich heute einige, bisher nicht genügend berücksichtigte Umstände vergegenwärtigen: Die Zellen entstehen aus Zellen — Syncytien und Symplasmen lasse ich da vorläufig beiseite — nicht immer so, wie sich das die zoologische Cytologie bisher allgemein vorgestellt hat, das ist, eine Metazoenzelle entsteht nicht in jedem Falle durch Teilung einer ganzen, früher da bestandenen Mutterzelle, durch Teilung ihres Centriols, des Zellkernes und des cytoplasmatischen Körpers. Es ist möglich, und darauf will ich — neben anderm — hinweisen, daß sich von der Zelle bloß ein Teil erhält, ein Rudiment, sozusagen, welches das Wesentlichste der ehemaligen Zelle enthält, bzw. repräsentiert, den Namen »Zelle« jedoch kaum verdient. Ein solches Rudiment kann eine längere Zeit bestehen und als solches sich auch vermehren, und es kann aus ihm unter Umständen wieder eine vollwertige Zelle mit großem Cytoplasmateile, der doch das Wichtigste hier ist, entstehen, bzw. sich aus ihm »regenerieren«. Auch in diesem Falle stammt die neue Zelle selbstverständlich von einer Zelle, die früher da bestanden hat, doch die Maxime »omnis cellula e cellula« hat in Anbetracht dieser Umstände jetzt eine etwas andre Bedeutung als früher; man darf sie, und das beweist übrigens auch das Vorhandensein der Syncytien und Symplasmen, nicht allzu wörtlich nehmen. Nur der Grundsatz »omnis nucleus e nucleo« bleibt in vollem Rechte.

Das, worauf ich hingewiesen habe, kann sowohl bei normalen, wie bei pathologischen Prozessen vor sich gehen, und so gibt es eine viel größere Mannigfaltigkeit von Erscheinungen, als es die bloß auf volle, bzw. vollwertige Zellen Nachdruck legende Biologie voraussetzte. Es handelt sich um Erscheinungen, die ziemlich an manche von jenen erinnern, welche die Protozoologie bei verschiedenen Arten der Sporenbildung kennt. Die neuere Metazoencytologie hat sie nicht beachtet, obzwar ihre Kenntnis bis auf SCHWANN[1] zurückgeht. SCHWANN

[1] »Mikroskopische Untersuchungen usw.« 1839.

zuerst hat in tierischen Geweben das Entstehen von Zellen aus Zellkernen, bzw. wie ich es auffasse, aus Zellrudimenten, beobachtet, und seine Angaben darüber waren, wie ich mich an einem der von ihm untersuchten Objekte neuestens überzeugen konnte[1], in der Hauptsache ganz richtig. Seine Lehre von der Zellbildung im »Cytoblastem«, in der er das in einigen Fällen richtig Beobachtete unrichtig verallgemeinert hat, wurde erst Mitte der fünfziger Jahre von Remak und von Virchow verdrängt, und der Grundsatz »Omnis cellula e cellula«[2] kam zur Geltung. Nur die Robinsche Schule bekannte sich auch dann noch eine Zeitlang zu der Blastemlehre[3], und einzelne auf Zellbildung auf der Grundlage von Zellkernen sich beziehende Angaben zeigten sich hier und da auch anderswo in der Literatur. So sagt z. B. 1875 Goette[4], »daß die Embryonalzellen dem späteren Knorpelgewebe nur die Zellkerne unmittelbar überliefern, nicht aber zugleich die zugehörigen Zelleiber«, und äußert auch sonst von der offiziellen Lehre sehr unabhängige Ansichten. Seit 1896 entwickelte Retterer[5] eine Theorie der Grundsubstanzbildung, nach der die Grundsubstanz aus einem Symplasma, und die Grundsubstanzzellen durch Differenzierung des Protoplasmas in der Umgebung der Zellkerne, also neu, entstehen sollten. Auf den Prozeß der Grundsubstanzbildung beziehen sich auch einige meiner eigenen Arbeiten aus den Jahren 1903—14, und da konnte ich z. B. schon 1903 beobachten, daß bei der Anlage der Knorpel bei Selachiern die Knorpelzellen nicht durch einfache Umbildung der älteren Mesenchymzellen entstehen, sondern in der Umgebung der Zellkerne eigentlich neugebildet werden. Auch anderswo, so bei der Bildung der Bindegewebszellen, kommt es zur Neubildung von Protoplasma, wie es eigentlich schon frühere Untersucher dieses Gewebes geahnt haben. Neben andern macht auf diese und ähnliche Formen der Zellbildung Rohde aufmerksam, und in seinen zusammenfassenden Abhandlungen[6] wird der Gedanke vertreten, daß die Zellen nicht von Anfang da sein müssen, sondern, daß sie vielfach »sekundäre und tertiäre Bildungen« sind, die manchmal »auf eine Art freier Zellbildung

---

[1] Vgl. Sitzungsber. d. Kgl. Ges. d. Wiss. in Prag. 1907. Nr. XXIV. S. 9. Anatom. Anzeiger. Bd. XL. 1911. S. 59.

[2] Virchow im Arch. f. allg. Pathol. Bd. VII. 1855.

[3] Vgl. Robin, »Anatomie et Physiologie cellulaires«. Paris 1873.

[4] »Entwicklungsgeschichte der Unke.« Leipzig 1875. S. 367—9.

[5] Journal de l'anat. et physiol. 1896, 98, 1900.

[6] »Histogenetische Untersuchungen.« Breslau 1908. »Zelle und Gewebe in neuem Licht.« Leipzig 1914.

aus vielkernigen Plasmamassen hervorgehen«. In den letzten Jahren mehren sich überhaupt die Angaben, die man in diesem Sinne verwerten kann und es erscheinen jetzt auch Angaben über solche Erscheinungen unter pathologischen Bedingungen. Ich verweise da auf die Angaben von GRAWITZ und auf eine Arbeit von TRYB, in der »nackte« Zellkerne als Reste von Zellen beschrieben werden[1].

Eine allgemeine Besprechung des Themas sei der Besprechung der einzelnen speziellen Fälle vorausgesendet:

Die im vorangehenden erwähnten Prozesse — die Zellvermehrung, die sich mit ihnen kombinieren kann, lasse ich da vorläufig beiseite — kann man vielleicht mit den Namen »Reduktion« und »Regeneration« von Zellen bzw. des Cytoplasmas bezeichnen[2]. Es sind das Erscheinungen, bei denen sich die sogenannte »Kernplasmarelation« (R. HERTWIG)[3], soweit sie sich auf Kern-Endoplasma bezieht, auffallend ändert, doch geht die Reihe der Veränderungen noch viel weiter und sie betrifft auch Fälle, in denen von einer »Relation« eigentlich keine Rede sein kann, bzw. in denen sie eine gar zu geringe Bedeutung hat. Sie beweist, und dies ist der hauptsächliche Inhalt der hier von mir entworfenen Theorie, daß der Zellkern eine größere Bedeutung hat, als es die bisherige, vor allem sein Zusammenwirken mit dem Cytoplasma berücksichtigende Lehre annimmt.

Der Name »Reduktion« wird in der Biologie bekanntlich in verschiedenem Sinne angewendet. In unserm Falle handelt es sich um eine Verkleinerung der Menge des um einen Zellkern vorhandenen Cytoplasmas aus verschiedenen Ursachen, bei normalen oder pathologischen Wachstums- bzw. Entwicklungsprozessen, auf ein Minimum, eine minimal dünne den Zellkern allseitig umgebende, oder sich ihm von einer Seite anschließende Cytoplasmaschicht, oder schließlich um eine wirkliche »Reduktion« der »Zelle« auf ein »Rudiment«, von dem ich annehme, daß es trotz seiner geringen Größe immer doch die Hauptorganoide der Zelle behält. Jene Bezeichnung bezieht sich auf zweierlei, auf ganze Zellen, in andern Fällen — wie ich schon angedeutet habe — auf das Endoplasma oder die »Endoplasmazellen«, die sich,

---

[1] Dermatol. Wochenschr. Bd. LXII. 1916.

[2] Von »Regeneration« von Zellen spricht in diesem Sinne schon v. KORFF (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1914. S. 271) und eigentlich hat man den Namen schon früher hie und da in einem ähnlichen Sinne angewendet.

[3] Vgl. darüber z. B. ERDMANN, in: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. XVIII. 1908.

so wie die ganzen Zellen, inmitten von »Gesamtzellen«, in andern Fällen inmitten von Grundsubstanz, »reduzieren« können. Zwischen den Fällen der einfachen Verkleinerung der Zellen bzw. Endoplasmazellen, der »Diminution«, wie man sagen könnte, und der wirklichen »Reduktion« auf das Notwendigste, gibt es keine Grenze, und in zahlreichen Fällen läßt sich nicht entscheiden, was davon man eigentlich vor sich hat. Eben deshalb wähle ich da den Namen »Reduktion« — »der Zellen bzw. des Cytoplasmas« —, der für alle Fälle ausreichen muß. Der Name »Verkleinerung« würde die extremen Fälle wenig charakterisieren. Den Terminus »Reduktion« benützt die Cytologie bereits in einem Falle, den man ebenfalls hierher rechnen kann: sie spricht von einer »plasmatischen Reduktion« bei der Entwicklung der Spermatozoiden.

Unter dem Namen »Regeneration« versteht man bekanntlich[1] eine Neubildung verloren gegangener Teile des Körpers, bei Metazoen also der Zellen, der Zellgruppen, Zellschichten, Organe und ganzer Teile des Körpers. Dazu kommt es entweder nach Beseitigen von jenen Teilen, oder nachdem sie bei einem physiologischen Prozesse verbraucht bzw. abgestoßen wurden. In unserm Falle handelt es sich um »Regeneration« bzw. um »Neubildung«, die Namen sind da gleichbedeutend, von Cytoplasma, oder von Zellen überhaupt, und zwar im Verlaufe der normalen oder pathologischen Histogenese, »Regeneration bei Histogenese«, »Cytoregeneration«. Eine Verwechslung mit andern Fällen, in denen es sich ebenfalls um Regeneration von Zellen, Regenerationen am Protozoenkörper z. B. handelt, ist daher ausgeschlossen, doch man muß auf der andern Seite auch den Begriff der Histogenese etwas weiter fassen. Auch bei der Funktion von Drüsen, bei der Spermatogenese usw., werden Zellen »verbraucht«, und man kann bei ihrem Ersatz Erscheinungen eines »Funktionswachstums« des Cytoplasmas[2] beobachten, die ebenfalls hierher gehören. Schließlich ist jede der Protoplasmaregenerationen, von denen hier gesprochen wird, eine Art Funktionswachstum, dagegen ist nicht jedes Funktionswachstum eine Regeneration.

Im allgemeinen handelt es sich da also um Regeneration von »Biosystemen« bestimmten Grades, der Zellen (Caryoplasma — Cytoplasmasysteme), die früher in den Furchungsstadien, in den Keimblättern, in den Organanlagen, am Anfang der Histogenese usw.

---

1 Vgl. Roux, »Terminologie der Entwicklungsmechanik«. Leipzig 1912. S. 336.

2 R. Hertwig spricht von einem »Funktionswachstum« des Zellkernes (Biolog. Zentralblatt. 1903).

da vorhanden waren, von denen jedoch aus verschiedenen Ursachen und auf verschiedene Weise bloß Reste übriggeblieben sind. Aus solchen Resten, vielfach sieht man da bloß die Zellkerne, können bei der Histogenese gleich anfangs wieder vollwertige große Zellen entstehen, doch können sich solche Reste auch länger erhalten, oder später entstehen, und es können später aus solchen Zellen regenerieren bzw. das Cytoplasma neu entstehen. Die Osteoblasten, um ein bestimmtes Beispiel anzuführen, entstehen sowohl im embryonalen oder fötalen Gewebe, wie in dem des erwachsenen Tieres, bei der Anlage eines Knochens, wie bei der später erfolgenden Regeneration eines Teiles desselben. Vielfach sind die »Zellrudimente« bzw. die »diminuierten« Zellen dieser oder jener Art im ganzen indifferent, auch dann, wenn sie in einem höher differenzierten Gewebe liegen, in dem sich das ehemals zu ihren Zellkernen zugehörige Cytoplasma auf diese oder jene Weise nützlich gemacht hat, dagegen handelt es sich bei der Regeneration immer um die Schaffung von Zellen bzw. von Protoplasma, die dem Organismus in bestimmter Richtung nützlich sein sollen.

Ich sprach im vorangehenden von Regeneration von Zellen aus Zellrudimenten, doch man kann auch in andern Fällen von Regeneration sprechen. Erstens gehören hierher die oben schon erwähnten Fälle, in denen sich bloß das Endoplasma in Gesamtzellen oder in Grundsubstanzen reduziert und dann, und dies ist wichtig, Fälle, in denen man überhaupt nicht von einer Reduktion und nur von einer Regeneration sprechen kann. Es kann, nach meiner Überzeugung, vorkommen, daß sich in einem Symplasma bzw. einem symplasmatischen Gewebe an der Oberfläche einzelner in ihm eingeschlossener Zellkerne, neues Protoplasma bildet, so daß da inmitten des sonst unveränderten, frischen Symplasmas neue Zellen entstehen. Auch in diesem Falle kann man sagen, in dem Symplasma seien »Zellen« durch »Regeneration« des Plasmas entstanden. Hier könnte man ganz gut bloß von »Neubildung« der Zellen sprechen. — Die Prozesse können sich allem Anscheine nach wiederholen, und man kann sogar von mehreren »Generationen« von Cytoplasma an der Oberfläche eines und desselben Zellkernes sprechen und vielleicht entwickelt sich das Cytoplasma im Metazoenkörper überhaupt auf diese Weise.

Mit den Begriffen der »primären« und »sekundären« Zellen sind die Begriffe der »reduzierten« und »regenerierten« Zellen nicht identisch. »Primäre« Zellen[1] sind embryonale, bisher nicht weiter diffe-

[1] Die Unterschiede der »primären« und »sekundären« Zellen werden z. B. in dem Lehrbuch der Anat. von Fürbringer-Gegenbauer (Bd. I. 1909. S. 66) erklärt.

renzierte und nicht tätige Zellen überhaupt, also genau so Blastomeren, und Zellen der Keimblätter, wie noch indifferente Mesenchymzellen. »Sekundäre« Zellen sind dagegen Zellen fertiger Gewebe, ohne Rücksicht auf ihre momentane Bedeutung, also genau so kleine, jetzt schon untätige, oder wenigstens minderwertige, in unserm Sinne »reduzierte« Bindegewebszellen, deren Plasma sich ehemals an der Mesostroma- und Grundsubstanzbildung beteiligte, wie z. B. Pigmentzellen, Clasmatocyten, Mastzellen, Osteoblasten, Odontoblasten usw., also »regenerierte« Zellen von bestimmter und größerer Bedeutung.

Die »sekundären« Zellelemente, welche die fertigen Gewebe zusammensetzen bzw. in ihnen enthalten sind — die Symplasmen und die Syncytien lasse ich da wieder absichtlich beiseite —, sind auch abgesehen davon, ob sie reduziert, oder regeneriert, also vollwertig sind, morphologisch von verschiedener Bedeutung, und auch dies darf man nicht übersehen.

Die alte nach-Schwannsche Histologie hat sich gut vergegenwärtigt, daß eigentlich nicht alle Zellkern enthaltende Gebilde den von Schwann in die Histologie eingeführten Namen »Zellen« verdienen. Purkinje hat bekanntlich in seiner Kritik der Schwannschen Lehre[1] dieser Ansicht am deutlichsten Ausdruck gegeben, und Koelliker hat später wiederholt den Vorschlag gemacht, »Protoplasten«, das ist nackte Protoplasmaklümpchen und eigentliche »Zellen«, das ist die mit Zellmembran umgebenen, voneinander zu unterscheiden[2]. Neuestens nachdem F. C. Hansen[3] auf die Analogie des Exoplasmas und der Grundsubstanz hingewiesen hat, muß man schließlich doch einsehen, daß ein »Protoplast« oder, wie man jetzt in gewissen Fällen sagen kann, eine »Endoplasmazelle«, einen andern Wert hat, als eine mit dicker exoplasmatischer Wand versehene »Gesamtzelle«. Eine Bindegewebs-, eine Knorpel- oder Knochenzelle, ein Leucocyt usw., einen andern, als z. B. eine Epidermiszelle oder eine epidermoide Chordazelle mit ihrer dicken Exoplasmaschicht[4]. Daneben muß man heute noch darauf Rücksicht nehmen, ob man vor sich einfache Zellen oder Zellen zusammen mit »extracellulärem Protoplasma«[5], soweit sich solches

---

[1] Jahrbücher f. wissensch. Kritik. 1840. S. 33.

[2] »Handbuch der Gewebelehre.« 6. Aufl. 1889. S. 6, »Die Energiden von v. Sachs usw.« Verhandl. d. phys. med. Ges. in Würzburg. Bd. XXXI. 1897.

[3] Anatom. Anzeiger. Bd. XVI. 1899.

[4] Auf diese Umstände habe ich schon vor Jahren hingewiesen (Anatom, Anzeiger. Bd. XXII. 1903. S. 556. Anatom. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 487).

[5] Anatom. Anzeiger. Bd. XLIV. 1913. S. 561.

nämlich als zu bestimmten Zellen gehörig präsentiert, vor sich hat. Eine derartige »Gesamtzelle« wäre z. B. das Neuron, während ein Leucocyt den Wert einer einfachen Zelle hat. Der Wert dessen, was man gewöhnlich in der Histologie mit dem Namen »Zelle« bezeichnet, kann, wie aus diesen Beispielen hervorgeht, ein sehr verschiedener sein, aber auch sonst haben die Zellen ein sehr verschiedenes Aussehen, und es fehlt bisher eine genauere Analyse dessen, was man »Zelle« nennt. Von einfachen Cytoplasmaanhäufungen in der Umgebung der Zellkerne, die in das extracelluläre Plasma der Zellbrückennetze kontinuierlich übergehen, angefangen, bis zu scharf, durch gemeinschaftliche Scheidewände oder, nach Spaltung von solchen, durch eigene Wände begrenzten »Zellen«, Zellen im wahren Sinne des Wortes, gibt es da alle Übergänge. Alles richtet sich da nach den Bedürfnissen des Gewebes. Die wirklichen »Zellen«, Turgorzellen mit »histologischer« Zellmembran, oder mit Scheidewänden, betätigen sich z. B. als mechanische Systeme bei der Entwicklung des Körpers und später vielfach in den Epithelien, ähnliche Zellen dienen als chemische Laboratorien und als Secretbehälter. Daher findet man Zellgewebe in der Regel im Epithel und fast immer im Drüsengewebe. Im Mesenchymgewebe sieht man es nur stellenweise wieder, da, wo es sich um stark secernierende oder um stützende Elemente handelt, von welchen letzteren jene des vesiculösen und des Knorpelgewebes wohl die charakteristischsten sind. Das Muskel- und das Nervengewebe brauchen keinen »Zellenaufbau«, und haben eigentlich (meistens) auch keinen, wenn auch in ihnen »Zellen« verschiedener Bedeutung enthalten sind.

Daß die »Zellen« wirklich eine sehr verschiedene Bedeutung haben können, beweist vielleicht auch der folgende Fall, der jedenfalls noch weiterer Untersuchungen und einer näheren Bestätigung bedarf. Wie es scheint, können sich »Zellen« auch als eine Begleiterscheinung bei Zellkernteilungen zeigen und wieder schwinden. Schockaert[1] beschreibt, wie in dem bekanntlich ausgesprochen symplasmatischen Herzmuskel der Wirbeltiere, am Anfang der Karyokinese, das nach Schwund der Kernmembran stark anschwellende Kernplasma das benachbarte Plasma des Muskels verdrängt, und (vielleicht aus ihm oder mit ihm) in einer gewissen Entfernung eine Art von Zellmembran bildet. Die Mitose spielt sich dann inmitten dieser neuen Zelle ab und nach derselben wird die Zelle ebenfalls in zwei Tochterzellen geteilt. Erst später schwindet, wenn ich richtig verstehe, diese »Zelle«, die dem Verfasser

---

[1] Archives de biol. Bd. XXIV. 1908.

die Veranlassung zu der Annahme, der Herzmuskel sei ein Gewebe mit cellulärem Aufbau, gegeben hat. Vielleicht kommt es auch anderswo zu etwas ähnlichem, und so könnten auch bei der Mitose »Zellen« entstehen. Bekannt sind z. B. die »Keimzellen« des im Entstehen begriffenen Nervengewebes, die nichts andres sind, als Plasma mit sich teilenden Zellkernen usw. His faßt sie bekanntlich als Anlagen von Neuroblasten auf.

Schließlich muß man, um den verschiedenen Wert von »Zellen« zu demonstrieren, noch folgende Umstände berücksichtigen: Die Zellen sind entweder ursprüngliche Elemente des Gewebes, in dem sie sich befinden, gewissermaßen dessen »fixe« Zellen, oder es handelt sich um Elemente, die aus dem Verbande des (ursprünglichen) Gewebes ausgetreten sind, und sich jetzt in dessen Lücken befinden, also »frei gewordene« Zellen, wie man sagen könnte. Solche Zellen können eventuell wieder ein Gewebe gründen, aus dem sich wieder eventuell Zellen loslösen. Ich nenne da Mesenchymzellen, Neuroblasten, sonst Blutkörperchen, Geschlechtszellen.

Jetzt noch etwas über die Details: Die Lehre von den Zellen, wie sie, übertrieben schematisiert, auch die neuesten Lehrbücher enthalten, setzt als selbstverständlich voraus, daß sich um jeden Zellkern, den man nach einer Kernfärbung im Präparate sieht, auch ein aus Cytoplasma bestehender Zellkörper befindet, abgesehen selbstverständlich von den sehr zahlreichen Fällen, in denen der Zellkern in einem Syncytium oder einem symplasmatischen Gewebe liegt. Diese Ansicht ist, wie wir jetzt wissen, unrichtig. Schon im Mesenchym, wo das Plasma jedenfalls noch primitiv ist, sucht man in dem manchmal sehr gleichmäßig entwickelten Protoplasmagerüst vergebens besondere Protoplasmaanhäufungen, die Zellen; doch hier kann man sich noch mit dem Begriffe des Symplasmas aushelfen. Ganz unmöglich ist es dagegen, um jeden in der Grundsubstanz eines fibrillären Bindegewebs z. B. eingeschlossenen Zellkern das zugehörige »Cytoplasma« (bzw. »Endoplasma«) nachzuweisen. Gewiß gibt es auch in andern Geweben freie bzw. »nackte« Zellkerne, solche wenigstens, an denen sich das Cytoplasma nicht nachweisen läßt. Da, wo man in fertigen Grundsubstanzen bloß die Zellkerne vorfand, hielt man sie früher immer für Reste von zugrunde gehenden Zellen, oder man vergegenwärtigte sich, und dies wohl meistens, nicht das Eigentümliche der Erscheinung. Heute, nachdem man zu der Erkenntnis kam, daß auch die Grundsubstanz ihr eigenes Leben hat, kann man gegen das Vorhandensein von solchen »Grundsubstanzkernen« eigentlich nichts einwenden, und in der Tat

handelt es sich da um Elemente, die nicht zugrunde gehen müssen, sondern bloß darauf warten, bis sie, als Centra von neuen Zellen, wieder zu neuem, d. i. regerem, Leben erwachen werden. Offenbar hat schon GRAWITZ solche Zellkerne in verschiedenen Grundsubstanzgeweben beobachtet und zu seiner Lehre von den »Schlummerzellen«[1] verwertet.

Das zu den Zellkernen zugehörige Protoplasma bzw. »Endoplasma« kann auf verschiedene Weise, wie ich darauf beim Besprechen der speziellen Fälle hinweisen werde, verbraucht werden, bei Zellteilungen, bei Exoplasma- bzw. Grundsubstanzbildung usw., und es kann vielleicht auch überhaupt aufgelöst oder abgeworfen werden — es handelt sich da nämlich nicht bloß um »Grundsubstanzkerne«. Durch keine Färbung läßt sich dann ein »Körper« der Zelle an dem Präparate deutlich machen, und man sucht ihn auch dann vergebens, wenn man die Zellkerne an in verschiedenen Richtungen geführten Schnitten untersucht; man muß nämlich bedenken, daß der kleine Zellkörper eventuell bloß deshalb nicht zu sehen ist, da er, wie es z. B. an spindelförmigen Zellen leicht möglich wäre, durch den Schnitt nicht getroffen wurde.

Es handelt sich jetzt um folgende, sehr wichtige Frage: Ist da, in einem solchen »Rudimente« wirklich bloß der Zellkern allein übriggeblieben, oder hat sich da mit ihm, in seiner unmittelbaren Nähe, vielleicht in einer Vertiefung an seiner Oberfläche, das Centriol, eventuell mit einer minimalen Partie des Cytoplasmas, dem Centroplasma, erhalten? Diese Frage ist wohl wichtiger als diejenige, ob sich da doch eine minimale, für uns unsichtbare Schicht des Cytoplasmas an der Oberfläche des Kernes erhalten hat.

In Konsequenz jener Lehre, welche voraussetzt, daß sich die Centriolen in allen lebens- und entwicklungsfähigen Zellen befinden, und sich in der Reihe der nacheinander folgenden Zellgenerationen als »allgemeine und dauernde Zellorgane«[2] erhalten, sollte man annehmen, daß diese Organoide auch da vorhanden sind, wo sich ihre Gegenwart mit der Hilfe der üblichen Methoden bisher nicht nachweisen läßt. Besonders die Untersuchungen von M. HEIDENHAIN[3], die sich auf Hühnerembryonen, und jene von BOEKE[4], die sich auf Teleostierembryonen beziehen, beweisen, daß das Centriol in sämtlichen Zellen des Em-

---

[1] Archiv f. allg. Pathologie. Bd. CXXVII. 1892.

[2] MEVES, Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 1902. — Über die Verbreitung der Centriolen vgl. sonst M. HEIDENHAINS »Plasma und Zelle«. Bd. I. 1907. S. 215.

[3] Morpholog. Arbeiten. Bd. VII. 1897.

[4] Petrus Camper. Bd. I. 1902.

bryonalkörpers, gegen das Ende des Embryonallebens zu, vorhanden war, und so hat man wirklich Grund, sein Vorhandensein in allen entwicklungsfähigen Elementen, auch der späteren Stadien, vorauszusetzen. — Ist diese Voraussetzung richtig, der ganz genaue Beweis für alle älteren Gewebe wurde jedenfalls nicht durchgeführt, würde der Zellkern zusammen mit dem Centriol und offenbar auch einem Centroplasma, ein wirkliches »Zellrudiment« vorstellen, zu dem sich die Zelle im wahren Sinne des Wortes »reduziert« hat, um sich dann von dieser »Anlage« aus im geeigneten Momente wieder zu einer vollwertigen Zelle zu entfalten. Auch den Namen »Energide«, der bekanntlich in dem ursprünglichen ihm ehemals von v. Sachs gegebenen Sinne für den Metazoenkörper unpassend ist, könnte man da vielleicht für die Gruppe der zusammenwirkenden Organoide, die sich in dem »Rudiment« befinden, anwenden. Es handelt sich da übrigens nicht um das Centriol bzw. das Centroplasma allein. Auch die Lehre von den »Plastosomen«, jene vom »apparato reticolare« würde verlangen, daß da etwas übrigbleibt, wo sich diese Organoide für die neue wieder vollwertige Zelle, mit regeneriertem Cytoplasma, erhalten können. Falls die Centriolen-Centroplasmatheorie — und auf diese lege ich, als auf die bestens begründete, besonders Nachdruck — nicht richtig sein sollte, müßte man jedenfalls annehmen, daß sich eine Zelle bis auf den Zellkern reduzieren kann, bzw. daß eine neue Zelle aus dem Zellkern allein entstehen kann. In diesem Falle wären sowohl das Centriol, wie das Centroplasma und das Cytoplasma überhaupt Neubildungen. — Dies sind die zwei Möglichkeiten. Ich selbst entscheide mich für die erstere, nicht bloß aus theoretischen Gründen, sondern deshalb, da ich wirklich Beweise für ihre Richtigkeit in gewissen Fällen, die unten zur Besprechung kommen sollen, zu finden glaube.

Wie ich im vorangehenden sagte, geht die »Reduktion« einer Zelle verschieden weit, und so hat auch nicht alles, was ich unter dem Namen »Regeneration« von Zellen bzw. des »Cytoplasmas« zusammenfasse, nicht denselben Wert, abgesehen davon, daß es zur »Regeneration« (Neubildung) des Plasmas auch da kommen kann, wo früher keine Reduktion vorangegangen ist. — Entweder handelt es sich einfach um das Auswachsen einer minimal dünnen, kaum sichtbaren Schicht des Cytoplasmas, die sich an der Oberfläche des Zellkernes erhalten hat, also eigentlich um das Wachstum einer Zelle, oder es handelt sich um Neubildung des Cytoplasmas auf der Grundlage des auf einer Seite des Zellkernes übriggebliebenen Centrioplasmas, unter dem ordnenden Einflusse des Centriols, den man ja auch im vorangehenden Falle viel-

leicht voraussetzen kann, eventuell auch um eine derartige Neubildung des Plasmas unter der zu einer Zellmembran werdenden minimalen Cytoplasmaschicht, wie wir sie ja aus dem ersteren Falle kennen. Falls der Kern da allein bleibt, müßte es sich jedenfalls um eine vollkommen neue Bildung des Cytoplasmas auf der Grundlage desselben handeln. In jedem dieser Fälle muß man unbedingt von einer »cytoplasmatischen Funktion« des Zellkernes[1] sprechen, weil die direkte Beteiligung des Zellkernes an dem Prozesse der Protoplasmabildung in allen diesen Fällen auf der Hand liegt. Außerdem läßt sie sich auch, wie ich in einem der von mir untersuchten Fälle beobachtete[2], durch deutliche Veränderungen in der Struktur und dem Habitus des Zellkernes dokumentieren. Solche deutliche Veränderungen muß man, wie andre Fälle beweisen, jedenfalls nicht immer beobachten.

Während ich auf die Tätigkeit des Zellkernes Nachdruck lege, legt die Cytologie seit langer Zeit immer auf das Zusammenwirken des Cytoplasmas und des Caryoplasmas bei Wachstums-, Ernährungs- und Regenerationsprozessen in der Zelle Nachdruck, und ganz passend beruft sie sich dabei auf Versuche und Beobachtungen, die an Protozoen, an Algen und an pflanzlichen Zellen überhaupt angestellt wurden. In den extremen Fällen der von mir berücksichtigten Reihe von Erscheinungen, ist der Zellkern, wenn nicht der allein vorhandene, so doch immer der weitaus überwiegende Teil, und so ist es nicht anders möglich, als anzunehmen, daß er selbst das Cytoplasma nach außen ausscheidet, wo es sich dann schon weiter verändert, und definitiv zu dem Körper der Zelle gestaltet. Die hier vorausgesetzten nahen Beziehungen des Zellkernes zu dem Cytoplasma sind gar nicht überraschend. Bei jeder Mitose mischt sich nach Schwund der Kernmembran das Caryoplasma mit dem Cytoplasma und die neuen Zellkerne werden, wie wir jetzt wissen, zum Teil wenigstens, von den Chromosomen angelegt. Die Frage, welche Substanzen des Zellkernes in das Cytoplasma übergehen, will ich hier nicht berühren, da es eine Frage für sich ist[3], aber so viel ist sicher, daß man das Zusammenwirken des Kernplasmas mit dem Cytoplasma immer und besonders in der neueren Zeit angenommen hat. Man hat sogar die Wege, auf denen beide Plasma-

[1] Vgl. meine Abhandl. im Anatom. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 231 und Bd. XL. 1911. S. 58.

[2] Anatom. Anzeiger. Bd. XLV. 1914. S. 454.

[3] Ich gehe überhaupt auf die Frage der Kernsubstanzen, wie man sieht, nicht ein. Erstens ist da noch viel hypothetisch und zweitens würde das Eingehen auf dieses Thema meine Theorie zu viel komplizieren.

arten in Zusammenhang stehen können, nachgewiesen, und auch die Kernmembran kann man heute nicht für hinderlich für den Stoffwechsel zwischen Kern und Cytoplasma halten. Holmgren hat[1] in Ganglienzellen z. B. auf der gegen das Centroplasma zugewendeten Seite Lücken gefunden und den direkten Zusammenhang des Kernreticulums mit dem Centroplasma einer jungen Ganglienzelle beobachtet. Etwas sehr ähnliches zeichnet auch Munson[2]. Hier handelt es sich wohl um eine Ausnahmeerscheinung, doch man kann auf die neueren Beobachtungen von Stauffacher[3], von Knoll[4] und von Derschau[5] hinweisen, in denen feine aus dem Zellkern auf alle Seiten ausgehenden Protoplasmafäden, sowohl in tierischen, wie in pflanzlichen Zellen beschrieben werden, welche in der Umgebung des Zellkernes sogar einen engen Hof von feinerem Protoplasma (Derschau) bilden können. Munson[6] sagt, daß aus dem Zellkern die Caryolymphe austreten kann und sich in seiner Umgebung mit Cytoplasma verbindet. Neuestens hat z. B. Oschmann[7] in Eizellen eines Oligochäten solche Höfe von neugebildetem Protoplasma besonders deutlich gesehen und ihr Vergrößern, währenddem das alte Protoplasma zur Peripherie der Zelle verdrängt wird, beobachtet[8]. Ich selbst sah solche früher in Epidermiszellen, in denen das alte Plasma jedenfalls in der Richtung des Exoplasmas verändert wurde. Nicht immer muß sich jedenfalls das aus Zellkern austretende Plasma in der Gestalt von besonderen Schichten seiner Oberfläche auflagern, es ist auch möglich, daß die aus dem Zellkern austretende Substanz gleich weiter im Cytoplasma zur Ablagerung kommt«[9], oder sich überhaupt gleich anfangs mit dem übrigen Plasma mischt. Nur so erkläre ich mir den Umtand, daß man deutliche Schichten des »Neocytoplasmas«, um mit Vejdovský zu sprechen, nur hie und da beobachtet.

Die Beteiligung des Zellkernes am Ausbau des Zellkörpers beweisen auch viele Arbeiten, in denen vom Austreten verschiedener spezieller Substanzen aus dem Zellkern berichtet wird; ich sprach bisher

---

[1] Anatom. Hefte. Bd. XII. 1899.
[2] Arch. f. Zellforsch. Bd. VIII. 1912. Taf. XXX. Fig. 15, 16, 23.
[3] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910 — hier auch Literatur.
[4] Daselbst.
[5] Arch. f. Zellforschung. Bd. VII. 1912.
[6] Verhandl. VIII. int. zool. Kongreß, Graz 1910, S. 373.
[7] Arch. f. Zellforschung. Bd. XII. 1914.
[8] L. c. S. 319, 340.
[9] Ich verweise da auf die, jedenfalls auf die Bildung des Tigroids sich beziehende Abbildung von Kreibich im Anatom. Anzeiger. Bd. XLIX. 1916.

bloß allgemein vom Cytoplasma und dachte dabei an eine Umwandlung des achromatischen Kerngerüstes zu demselben, es kann aber auch anders sein. So beweisen zahlreiche Arbeiten das Austreten von Chromatin, auch in der Form des Tigroids, andre von Dottersubstanz bzw. einer Vorstufe derselben, aus dem Zellkern, von Pigment usw.[1].

Der »ruhende« Zellkern, das »Chemocentrum« der Zelle, nach dem Ausdrucke von ZIMMERMANN, ist offenbar immer als ein chemisches Laboratorium tätig, in dessen Wesen wir, trotz zahlreicher auf Chromatin, Linin usw. sich beziehenden Arbeiten vorläufig keine Einsicht haben, eben deshalb spreche ich da, um die Sache nicht zu komplizieren, bloß vom Zellkern und von Kernplasma. Der Zellkern liefert, und das ist sicher, eine große Reihe von verschiedenen »Prosecreten« an das Cytoplasma, mit dem er beim Stoffwechsel der Zelle überhaupt zusammenwirkt, aber selbst das Cytoplasma, in seiner einfachsten Form, kann er, wie ich sagte, liefern. Selbstverständlich handelt es sich da, wenn wir von der »Regeneration« der Zellen oder des Cytoplasmas sprechen, bloß um die erste Menge des Cytoplasmas. Das in größerer Menge vorhandene Cytoplasma einer vollwertigen Zelle kann doch auch selbst weiterwachsen, wenigstens handelt es sich bei dem Wachstum des Cytoplasmas bloß um die Mithilfe des Zellkernes, und beim extracellulären Protoplasma, welches manchmal große, der Zellkerne überhaupt entbehrende Bezirke im Metazoenkörper bildet, müssen wir schließlich ein ganz selbständiges Wachstum, in jedem Falle ein Wachstum, das an bestimmte Zellkerne, zu denen das Plasma zugehören würde, nicht gebunden ist, und bei dem es vielleicht genügt, das im Metazoenkörper Zellkerne überhaupt vorhanden sind, annehmen.

An der Verteilung der verschiedenen, aus dem Zellkerne heraustretenden Substanzen hat, wie schon MUNSON erkannte (1910 l. c.)[2], einen großen Anteil, der, jedenfalls nicht in jedem Falle und zu jeder Zeit vollentwickelte und in Aktion tretende »Centriol-Centroplasmaapparat«, das »Kinocentrum« der Zelle, wie es — im engeren Sinne

[1] Ich nenne da bloß die Arbeiten von VAN DER STRICHT (Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. 1898), VAN BAMBEKE (Archives de biologie. 1898), MUNSON (Verhandl. d. VIII. int. zool. Kongresses. 1910; Archiv f. Zellforschung. Bd. VIII. 1912), SCHAXEL (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1911, und in seinem Buche über »Die Leistungen der Zellen usw.« Jena 1915). Das Thema wurde besonders im letzten Dezennium vielfach bearbeitet, die neueste hierher gehörende Arbeit stammt von DERSCHAU (Arch. f. Zellforschung. Bd. XIV. 1915). Die ältere Literatur hat MUNSON (1912, l. c. S. 698—702) zusammengestellt.

[2] »The centrosome and aster form, what I have to call a »receptacle« into which the extruded substance (metaplasma) most readily flows ...« (S. 374).

d. i. mit Rücksicht auf das Centriol — ZIMMERMANN nennt, oder der »Sphärenapparat«, im weiteren Sinne, nach WALDEYER[1]. Für die Wichtigkeit desselben in der »ruhenden«, das ist sich nicht teilenden Metazoenzelle, sprechen die obenerwähnten Untersuchungen von VAN DER STRICHT, von HOLMGREN und von MUNSON und einige der Beobachtungen, von denen unten im speziellen Teile gesprochen wird. Eigentümlich ist, daß er nicht in jedem Falle in Tätigkeit tritt und die näheren Bedingungen, um die es sich da handelt, sind uns nicht bekannt. Während er sich in den einen Fällen an der Verteilung der Dottersubstanz, und offenbar auch des Plasmas, beteiligt, sieht man anderswo diese Prozesse ohne Mitwirkung des Centriols vor sich gehen[2]. In der Ganglienzelle beteiligt sich der Apparat vielleicht manchmal an der Verteilung des Tigroids, und neuestens betont z. B. TSCHASSOWNIKOW[3] die Beteiligung der Centriolen an der Schleimbildung in Schleimzellen, wo das Centriol, und zwar inmitten der Schleimanhäufung — so wie in einem Centroplasma — schon früher ZIMMERMANN[4] und JOSEPH[5] beobachtet haben.

Das Centriol ist offenbar das sichtbare Centrum eines Protoplasmasystems, in dem sich das Protoplasma der »ruhenden«, oder im Funktionswachstum oder überhaupt in Funktion befindenden Zelle, auf alle Seiten verbreitet und sich dabei, wie es zuerst die (jedenfalls auf sich teilende Zellen beziehende) Untersuchungen von VEJDOVSKÝ-MRÁZEK[6] gezeigt haben, zyklisch erneuert. Die dabei durch excentrische Verbreitung des Plasmas zustande kommende »Periplastbildungen« habe ich jetzt auch in Chordazellen von Belone, also in »somatischen« Zellen, gefunden, und da handelt es sich wirklich um Erscheinungen, die mit dem Zunehmen des Protoplasmas zusammenhängen.

Solange sich das um das Centriol angeordnete, frische, feine Protoplasma seitlich vom Zellkern befindet, kann man vom »Centroplasma« sprechen, und hier kann man die gerade erwähnten Periplastbildungen als eine Art vom Centrum ausgehenden Verdichtungswellen beobachten.

---

[1] In O. HERTWIGS »Handbuch d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre«. Bd. I. 1.

[2] Vgl. SCHAXEL, l. c., über die Ablagerung der Dottersubstanz und OSCHMANN, l. c., über die Bildung neuer Protoplasmaschichten.

[3] Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1914. S. 170.

[4] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII. 1898.

[5] Arbeiten zoolog. Institut in Wien. 1901.

[6] Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. LXII. 1903. Vgl. sonst: LAMS, Comptes rend. de l'assoc. des anatomistes. XI. sess. 1909. Derselbe in Mémoires acad. roy. belg. 1910. JOSEPH, Arbeiten zoolog. Inst. Wien. Bd. XVIII. 1909. JÖRGENSEN, Arch. f. Zellforschung. Bd. X. 1913. S. 147ff.

Vergrößert sich die Menge des auf diese Weise zunehmenden Cytoplasmas, kann schließlich auch der Zellkern von dem so zuwachsenden Plasma eingeschlossen werden. In andern Fällen kann man sich jedenfalls vorstellen, daß der Zellkern auch unabhängig vom Centriolapparate, das ist direkt nach außen, auf alle Seiten Plasma abgibt, welches ihn schließlich von allen Seiten bedeckt[1]. Jetzt muß man vom »Endoplasma« sprechen, und zwar handelt es sich da um ein neu, sekundär entstandenes Endoplasma, »Deutendoplasma« nach der Nomenklatur, die ich unlängst vorgeschlagen habe«[2]. Es gibt da, wie wir sehen, gewisse Beziehungen zwischen der Centroplasmabildung und dem Vorhandensein eines Endoplasmas, gewiß kann das letztere aber auch selbständig an der Zelloberfläche entstehen, wie aus dem schon Gesagten hervorgeht. Da sich das neue und das alte Plasma leicht mischen und dann jede Grenze, wenn sie früher überhaupt vorhanden war, schwindet, sind die Beziehungen des Endoplasmas und des Centroplasmas sehr schwer zu verstehen. Meine Befunde an »epidermoiden Chordazellen« und an Epidermiszellen sind den obigen Deutungen sehr günstig, und überhaupt halte ich für die Beurteilung des Sachverhaltes jene Zellen für wichtig, in denen es zur Bildung eines festen Exoplasmas kommt, demgegenüber sich die später zugekommenen Protoplasmaschichten fremd verhalten — Epidermis und Chordazellen. In Zellen mit weich bleibendem Plasma, Ganglien- und Eizellen z. B., mischt sich offenbar das Plasma an der Grenze der alten und der neuen Partie, und beide bilden dann ein ziemlich einheitliches Ganze, in dem nur die oberflächliche Plasmaschicht, die auch hier den Namen Exoplasma zu tragen pflegt, von etwas abweichendem Aussehen ist (manchmal sieht man auch diese Unterschiede nicht). Scharfe Grenzen des »Exo-« und des »Endoplasmas« fehlen da. In jedem Falle sollte man also auch die Reihenfolge: Centroplasma, Endoplasma, Exoplasma berücksichtigen.

Noch von einem andern Standpunkte aus ist, nach meiner Überzeugung, die Erscheinung der Zellregeneration wichtig: Man hat noch unlängst viel von der Spezifizität der Zellen gesprochen, und man hat

---

[1] Ich verweise da auf die Abbildungen von VAN DER STRICHT, Verhandl. anat. Gesellschaft 1898. An seinem Objekt waren in dieser Schicht jedenfalls besondere Produkte, Dotterkörnchen eingelagert. Vor allem auf die Angaben und Abbildungen von MUNSON (l. c. Vgl. z. B. Taf. I b, Fig. 28. 1910).

[2] Vgl. Anatom. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 232. Bd. XLV. 1914. Da ich unterdessen die Namen »Autexo-« und »Synexoplasma« vorgeschlagen habe, wird es vielleicht doch besser sein, einfach vom »primären« und vom »sekundären« Endoplasma bzw. Exoplasma zu sprechen, damit sich die Namen kombinieren können.

sich vorgestellt, daß Zellen bestimmter Natur immer nur aus solchen oder aus indifferenten Zellen, die sich da vom Anfang an als zu ihrer Entwicklung bestimmten Anlagen erhalten haben, entstehen können. Einige Autoren hielten die Zellen der Epithelien, vor allem die Basalzellen geschichteter Epithelgewebe, für Elemente dieser Art, für indifferente Elemente, aus denen sich unter Umständen Zellen besonderer Art hervorbilden können. Man hat auch in der Entwicklungsgeschichte der Gewebe, bei ihrer ersten Anlage, diese Umstände betont, und so dachte man z. B., daß sich die großen Zellen gewisser Stützgewebe vom embryonalen oder indifferent bleibenden Epithelgewebe ableiten lassen. Ich führe da einen bestimmten, wohl allgemein bekannten Fall an:

Die Knorpelzellen der Skelettanlagen hat man seiner Zeit vom Ectoderm abgeleitet (Kupffer z. B.), und man nahm an[1], daß sich im Bindegewebe und anderswo im wachsenden Körper des Tieres indifferente Zellen, »Chondroblasten«, erhalten, die sich im gegebenen Augenblicke in Knorpelzellen umwandeln können, und so am Aufbau der einzelnen Partien des Skelettes beteiligen. Auch die Osteoblasten und die Odontoblasten wollte man bekanntlich seinerzeit[2] vom Ectoderm ableiten, und wieder dachte man, daß es sich da um eine ganz spezielle Art von Zellen handelt, die mit den Mesenchymzellen, die sich ja überall in ihrer Nähe befinden, eigentlich nicht, bzw. sehr entfernt, verwandt wären. Man hat sie als »Skleroblasten« bezeichnet. Diese Beispiele mögen genügen, und ich brauche vielleicht nicht besonders zu beweisen, daß jene Ansichten unhaltbar sind. Es ist leicht erklärlich, daß man sie seinerzeit für richtig gehalten hat: Auf einmal sah man beim Verfolgen der Entwicklungsstadien in einem Embryonalgewebe, in dem sich bisher bloß ganz kleine Zellen befanden, auffallend große blasenartige Zellen, die gegenüber den kleinen ganz fremde Elemente vorzustellen schienen. Ähnliche Zellen sah man in dem nahen Ectoderm des Embryo, und nichts war natürlicher, als daß man sie von diesem ableitete. Besonders bei den sogenannten Skleroblasten der Placoidschuppen, von denen man damals viel gesprochen hat, war das mögich, da die betreffende Zellschicht wirklich ganz in der Nähe des Epithels entsteht und man konnte hie und da finden (auch an guten Präparaten!), daß es einzelne Zellen gibt, die so aussehen, als ob sie weder dem Epithel, noch dem darunter liegenden Gewebe angehören würden. Später hat man sich jedenfalls davon überzeugt, daß sich Knorpel und

[1] Schaffer in Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.

[2] Vgl. z. B. Klaatsch, Morphol. Jahrbuch, XXI. 1894.

Knochen aus verschiedenen Geweben bilden können, man sah deutlich die Übergänge zu Bindegewebszellen, und schließlich hat man sich sogar auch davon überzeugt, daß es oft überhaupt nicht die Zellen sind, von denen die Grundsubstanzbildung ausgeht, sondern dasjenige, was sich da zwischen den Zellen befindet. Seit der Zeit hat man auch die Art und Weise kennen gelernt, auf die sich aus kleinen Zellen bzw. Zellrudimenten auf einmal sehr große Zellen dieser oder jener Art bilden, und man erkannte, daß es sich da auch um Plasmabildung handeln kann, bei der sich das alte Plasma zu einer Kapsel der neuen Zelle umzuwandeln vermag. Ein im Gewebe — einem symplasmatischen oder einem Grundsubstanzgewebe — liegender Zellkern wäre demnach fähig, je nach den Bedürfnissen des Organismus, später ein Protoplasma andrer Art und andrer Bedeutung zu bilden, als dasjenige, in dem er früher eingeschlossen war. Jetzt versteht man auch das fremde Aussehen der manchmal im Gewebe erscheinenden Zellen und man begreift, daß auch Zellen, bei denen sowohl die cytoplasmatischen Anteile, wie die Zellkerne, ein ganz verschiedenes Aussehen haben, dennoch voneinander abstammen können. Die Zellkerne sind dieselben und haben bloß bei der Bildung des Protoplasmas ihr Aussehen verändert, das Protoplasma kann dagegen einer andern Periode der Plasmabildung angehören, als dasjenige, welches da früher war. Auch bei dem Besprechen der schwierigen Fragen der Metaplasie der Gewebe sollte man daher, nach meiner Überzeugung, auf die Erscheinungen der Cytoregeneration bzw. der Zellneubildung Rücksicht nehmen.

I. Die Reduktion und die Regeneration der Zellen embryonaler Gewebe.

Im embryonalen Körper, der Wirbeltiere z. B., und auf diese beziehen sich die hier angeführten Beispiele, können in den Anlagen verschiedener Organe, bei den schnell aufeinander folgenden Teilungen der Zellen[1], die cytoplasmatischen Anteile der Zellen so stark »reduziert« werden, daß von den Zellen fast nur die Zellkerne übrigbleiben. Es handelt sich da um mitotische Zellteilungen, und offenbar wird nach der Beendigung der Teilungen das gesamte Plasma, bis auf einen kleinen Rest, in das Bereich der Zellkerne einbezogen, und an der Oberfläche der Kerne bleibt dann schließlich bloß eine minimale Cytoplasmaschicht übrig. Man kann da vielfach von Zellrudimenten, wenigstens von

[1] Vgl. Anat. Anzeiger. Bd. XL. 1911. S. 59.

stark verkleinerten Zellen, in den Anlagen verschiedener Organe und Gewebe sprechen, und das Vorhandensein von solchen ist sehr interessant. Überhaupt ist da die große Menge des in relativ großen schönen Zellkernen vorhandenen Kernplasmas, welches man in jungen Entwicklungsstadien überall beobachtet, sehr auffallend. In jenen Zellkernen handelt es sich im wahren Sinne des Wortes um »noyaux embryoplastiques«, als welche sie seinerzeit ROBIN[1] bezeichnet hat, und die Kerne spielen da wohl bei der Plasmabildung eine große Rolle. In einzelnen Fällen gibt es in solchen Geweben so viele Zellkerne, daß da das Übrige vollkommen vor ihnen in den Hintergrund tritt.

Ich führe zwei Fälle an, von denen jeder eine andre Bedeutung hat.

A. Die Zellrudimente in einer schnell wachsenden Organanlage. Extremitätanlage einer Froschlarve.

Es handelt sich um die Anlagen der hinteren paarigen Extremitäten, die bei Froschlarven bekanntlich erst am Ende des Larvallebens auf einmal erscheinen, und schnell wachsend, sich zur definitiven Form entwickeln. Zuerst sind es kleine Knospen, in denen das Material, aus dem sich später die einzelnen Gewebe des Organes entwickeln sollen, wie im kondensierten Zustande vorhanden ist. Es besteht aus indifferenten, gewissermaßen embryonalen Elementen, die sich erst später zu differenzieren anfangen.

An einem mit Hämatoxylin oder mit einem andern Kernfarbstoffe gefärbten Schnitte durch die Extremitätenanlage, Stadium, in dem die allerersten Anfänge der Chondrogenese erkennbar sind, sieht man, daß das hier vorhandene Material, dasselbe, aus dem später sowohl das Bindegewebe und die Knorpeln, wie auch die Muskeln und deren Sehnen entstehen sollen, nicht durch vollwertige Zellen, sondern fast nur durch Zellkerne, eigentlich durch Zellrudimente, repräsentiert wird. Man sieht da, bei der Anwendung starker Vergrößerung, an dünnen, stark gefärbten Schnitten, fast nur die beinahe sich berührenden, großen, runden Zellkerne und kann an ihrer Oberfläche bloß einen minimal dünnen Saum von Cytoplasma, und diesen nicht einmal immer an allen Seiten der Kerne, ganz deutlich beobachten. Zwischen den Zellkernen befindet sich nirgends kompaktes Protoplasma, — nur ein äußerst feines Protoplasmareticulum ist da vorhanden, welches offenbar dem Zellbrückennetz eines typisch ausgebildeten Mesenchymgewebes eines Froschembryo

[1] »Anatomie et physiol. cellulaires«. Paris 1873. S. 384.

entspricht, und dessen Trabekeln vielfach wie von der Oberfläche der Zellkerne entspringen. In jedem Falle ist es, wenn es sich da auch um einen Teil des Körpers einer älteren Larve handelt, ein ausgesprochen embryonales, indifferentes Gewebe, sozusagen ein Keim (»Blastem«), aus dem ein Organ entstehen soll; interessant ist jedenfalls, daß der Keim größtenteils aus Kernsubstanz besteht[1].

Das Material, um welches es sich da handelt, stammt selbstverständlich aus dem Körper der Larve, und zwar stammen die Zellen bzw. die Zellrudimente, aus deren Mesenchym, die Anlagen der künftigen Myoblasten, die man jedenfalls von dem übrigen Material durchaus nicht unterscheiden kann, nach einer allgemein verbreiteten Theorie von den nächsten Myomeren — nach meiner Ansicht vielleicht auch vom Mesenchym. Die Mutterzellen, von denen die stark und schnell sich vermehrenden Elemente der Extremitätenanlage abstammen, waren offenbar vollwertige Zellen, doch bei den schnell nacheinander folgenden Teilungen der Zellkerne in der schnell wachsenden Organanlage, ist das Cytoplasma so stark reduziert bzw. diminuiert worden, daß aus ihm nur ein dünner Überzug auf der Zellkernoberfläche übriggeblieben ist. Auf der andern Seite war da auch keine Zeit, und wohl auch keine Gelegenheit zur Bildung größerer Mengen von extracellulärem Protoplasma zwischen den dicht aneinander gehäuften Elementen. De facto handelt es sich da in der ersten Zeit nach dem Erscheinen der Extremitätenanlage bloß um Zellkernteilungen und nur im Stadium der Zellteilung, in dem die Kernmembran aufgelöst wird, kann man da wieder die Umrisse und die Form von Zellen beobachten; später wird dabei das frei werdende Plasma wieder in den Zellkern einbezogen. Zum Nachwachsen der einzelnen Zellkörper ist da also erstens keine Zeit und zweitens ist es auch nicht nötig, daß da die Zellen nachwachsen; die Zellkerne sind da wohl viel wichtiger, als es das Cytoplasma sein würde.

Diese Zellrudimente, beinahe nackte Zellkerne, offenbar mit Centriolen (und anderen Organoiden) in ihrer Nähe, die alle gleiches Aussehen haben, regenerieren sich später, nachdem es in der etwas größer gewordenen Extremitätknospe zur Differenzierung der Gewebe kommen soll, wieder zu vollen Zellen. Jetzt kann man erst unterscheiden, ob es sich um Knorpelzellen — diese erkennt man zuerst — oder um Bindegewebszellen oder um Myoblasten handelt. Die Zellen kommen weiter

---

[1] Anderswo enthalten die Extremitätenanlagen bei Wirbeltieren nicht so viele Zellkerne, doch immerhin ist da viel Kernsubstanz vorhanden. Vgl. z. B. die Abbildungen von H. Rabl im Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIX. 1907. Taf. XIII.

von einander zu liegen, und jetzt erscheinen zwischen ihnen auch deutliche Cytodesmen und zwischen den Knorpelzellen die Grundsubstanz. In diesem Stadium, in dem es sich um die histogenetische Differenzierung, um Bildung von Dauerstrukturen handelt, folgen die Zellteilungen nicht so schnell nacheinander, und so haben die Zellen wirklich auch Zeit zu ihrer Entwicklung.

Ich habe im vorangehenden den Fall der Froschlarvenextremität angeführt, doch ich könnte auch andre anführen, keinen jedoch, der so instruktiv wäre wie dieser. In diesem sieht man, daß es genügt, wenn sich in einer Organanlage die Zellkerne vermehren und die Kernsubstanzen anhäufen und sogar eine gewisse Zeit hindurch so bleiben. Es wird so eine Anlage geschaffen, aus der wieder das für die Funktion der einzelnen Gewebe viel wichtigere Cytoplasma und das extracelluläre Plasma hervorgehen kann; in fertigen Geweben treten dann die Zellkerne wieder in den Hintergrund. Man braucht jeden beliebigen Embryo an mit Rücksicht auf die Zellkerne gefärbten Schnitten zu untersuchen und man wird erkennen, daß da die Zellkerne eine unvergleichbar größere Rolle spielen, als in fertigen Geweben, und daß sich Zellkerne vor allem überall dort anhäufen bzw. durch Teilung vermehren, wo es zur Anlage eines Organes kommen soll. Überall handelt es sich wohl um dasselbe, es handelt sich um das Kernplasma, welches wieder das Cytoplasma regeneriert. Es ist vorteilhaft, wenn sich da zuerst Rudimente bilden, die sich dann schnell zu vollen Zellen entfalten, und die Rudimente wären gewiß noch kleiner als sie sind, und würden sich fast nur auf den Zellkern beschränken, wenn es die Festigkeit des embryonalen Gewebes nicht verlangen würde, daß da neben den Kernen auch eine gewisse Menge des Cytoplasmas und auch die Cytodesmen übrigbleiben. Zu einer vollkommenen Reduktion kommt es also, wie ich sagte, nicht, und jene Form der Reduktion, um die es sich in den embryonalen Geweben handelt, könnte man richtig auch nur mit dem Namen »Diminution« des Cytoplasmas bei Zellteilungen bezeichnen.

B. Die Entstehung der Neuroblasten und der Ganglienzellen.

Wie darauf His, Schaper, Sterzi und andre, die sich mit der Histogenese des Nervensystems beschäftigt haben, hinweisen, besteht die Wand der Cerebrospinalröhre, nachdem das allererste Entwicklungsstadium, in dem sie aus Zellen zusammengesetzt war, überwunden ist, aus einem Protoplasmagerüst mit eingelagerten Zellkernen[1]. Es

[1] Vgl. z. B. die Abbildungen von His: »Die Entwicklungsgesch. d. menschl. Gehirns«. Leipzig 1904. Fig. 2, 4.

handelt sich um reticuläres, richtiger gesagt, »gerüstartiges« Symplasma, ein »Neurosymplasma«, wie man es, den unrichtigen Namen »Neurosyncytium« korrigierend, nennen könnte. Dieses, faserige Strukturen bildende Gerüst wird später, wie es besonders HARDESTY[1] beschrieben hat, als Ganzes zur Neuroglia; aus seiner innersten Partie entsteht das Ependym, während sich außen die unter dem Namen »Randstreifen« bekannte zellkernfreie Partie entwickelt. Die meisten Zellkerne des Gerüstes, die »Spongioblasten«-Zellkerne, wie es HIS nennt, werden zu Zellkernen des späteren Neurogliagewebes, und nur einige Zellkerne, die sich von den vorangehenden anfangs gar nicht unterscheiden, treten aus dem Verbande des Gewebes heraus und liegen jetzt frei in dessen Lücken. Die allerersten davon treten an der inneren Oberfläche der Cerebrospinalröhre auf und sie teilen sich da gleich; das sind die Keimzellen, wie es HIS nennt, und aus ihnen entstehen die »Neuroblasten«, künftige Ganglienzellen. Jetzt hat die Cerebrospinalröhre in ihrem Gewebe zweierlei Elemente: die im Symplasma gebliebenen »Zellen«, gewissermaßen »fixe« Zellen des Gewebes, und aus dem Verbande des Gewebes ausgetretene, die später ein andres Gewebe, das eigentliche Nervengewebe, produzieren. Nur in dem sogenannten Lumbarmark der Vögel bleibt, wie wir annehmen können[2], das Neurogliagerüst rein und seine Lücken enthalten da keine Elemente andrer Art.

Die Neuroblasten treten als »Zellrudimente« aus dem Verbande des Symplasmas heraus, und zwar handelt es sich da entweder um wirkliche Rudimente, das ist nackte Zellkerne, oder sind es gleich vom Anfang an »diminuierte« Zellen, also Zellkerne mit einer minimalen Cytoplasmaschicht, welch letztere aber auch im letzten Momente vor dem Loslösen der Zellkerne aus dem Symplasma entstanden sein konnte, oder welche da nach der letzten mitotischen Teilung der Zellkerne im Zustande der »Keimzellen« an der Zellkernoberfläche übriggeblieben ist. Was davon wahr ist, läßt sich unmöglich entscheiden. Faktum ist, daß die Neuroblasten[3] eigentlich fast nur durch den Zellkern repräsentiert werden, und jedem ist bekannt, daß die Wand der Cerebrospinalröhre in jungen Entwicklungsstadien fast nur aus dicht aneinanderliegenden Zellkernen zusammengesetzt ist. Die bedeutende Menge der Zellkerne, bzw. der Neuroblasten, die man da sieht, läßt

[1] Americ. Journal of anat. Vol. III. 1904.

[2] Vgl. IMHOF, Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV. 1904.

[3] Vgl. Fig. 10, S. 19 bei HIS, l. c. Ich selbst habe in dieser Beziehung vor allem meine Sammlungen von Teleostier- und Amphibien-(*Rana, Amblystoma*)embryonen durchgesehen.

sich jedenfalls nur durch das starke Vermehren der anfangs aus dem Neurosymplasma ausgetretenen Elemente erklären, obzwar einzelne Zellen gewiß auch jetzt aus ihm austreten und zu Neuroblasten werden. Das Aussehen des Gewebes ist ein ähnliches wie in dem vorangehenden Falle, und wieder hat die Erscheinung eine ähnliche Bedeutung.

Der Hauptbestandteil der Neuroblasten ist, wie ich schon sagte, der große Zellkern. Vollkommen nackt ist derselbe wohl niemals; auf der einen, vom Centralkanal abgewendeten Seite sieht man immer einen Zipfel von Cytoplasma und vielfach auch auf der entgegengesetzten einen solchen, was einige als ein primitiveres Verhalten betrachten (Cajal), ich dagegen für einen späteren Zustand. Ich sagte oben, daß sich der Neuroblastenzellkern aus dem Symplasma wahrscheinlich bereits mit einer Partie von Cytoplasma losgelöst hat, und offenbar hat sich da gerade jene Partie des Plasmas, in der vom Anfang an das Centriol vorhanden war, mit ihm von dem Symplasma getrennt. Auf den andern Seiten ist der Zellkern, wie auch vorzüglich fixierte Präparate beweisen, vielfach vollkommen nackt, in andern Fällen sieht man auf allen Seiten einen ganz engen Saum von Cytoplasma. In späteren Entwicklungsstadien ist dieser Saum immer sehr deutlich.

Nach den Angaben von Held[1] verbinden sich die stark sich vermehrenden Neuroblasten mittels feiner Protoplasmafädchen untereinander zu einem Symplasma, es handelt sich da also um dieselbe Erscheinung, die wir auch im vorangehenden Falle verzeichnet haben, wo auch die Zellrudimente untereinander mittels Cytodesmen im Zusammenhange standen. Wichtiger als diese Zellfortsätze ist jedenfalls derjenige des zipfelförmigen Körpers des Neuroblasten, der zum Neuriten der künftigen Ganglienzelle wird.

Ich erinnere hier kurz noch an Angaben, die sich auf Spinalganglien der Wirbeltiere beziehen: Nach Neumayer[2] sollen in den Anlagen derselben »Kerne ohne sichtbaren Zellkörper« vorhanden sein, und solche erwähnt aus ihnen jetzt auch Rohde[3]. Rohde macht da auf die Untersuchungen von Mencl aufmerksam, der[4] bei Hirudineen in der Anlage der Ganglien zuerst bloß Zellkerne als Anlagen von Ganglienzellen gesehen hat. Auf die Anlage der Ganglien des Sympathicus der Wirbeltiere (Frosch) beziehen sich die Angaben einer neueren Arbeit von

[1] »Die Entwicklung des Nervensystems.« Leipzig 1909.

[2] O. Hertwigs »Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre«. Bd. II. T. 3. S. 531.

[3] »Zelle und Gewebe in neuem Licht.« 1914. S. 86.

[4] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1909.

Camus[1]. Auch hier werden Zellrudimente erwähnt, die sich erst zu den eigentlichen Ganglienzellen entwickeln. Alle diese Angaben sprechen dafür, daß da nicht vom Anfang an vollwertige Zellen vorhanden sein müssen.

Aus den bisherigen Zellrudimenten, oder wenigstens den stark »diminuierten« Zellen, den »Neuroblasten« der Cerebrospinalröhre z. B., um bei dieser zu bleiben, entwickeln sich die eigentlichen »Ganglienzellen«. Der peripherwärts gewendete Cytoplasmazipfel verlängert sich als »Neurit« und wächst, wie es ja auch in künstlichen Kulturen beobachtet wurde (Harrison), zum Achsencylinder einer Nervenfaser heraus. Schließlich entstehen an der unterdessen stark anwachsenden Ganglienzelle auch die Dendriten, und die »Zelle« ist fertig. Interessant ist, daß sich auch im fertigen Gewebe der nervösen Centralorgane und der Retina Zellen befinden, deren »Körper« eigentlich fast nur durch den Zellkern repräsentiert wird, so daß die Zellausläufer wie aus dem Zellkern zu entspringen scheinen. Jedenfalls sind diese »Kernzellen«, wie es Levi[2] nennt, keine nackten Zellkerne; der Cytoplasmaanteil, der in den »Somatozellen« groß ist, bleibt da nur auf einen ganz engen Saum auf der Zellkernoberfläche beschränkt.

Die Persistenz der Centriolen, die in dem embryonalen Gewebe, dem Neurosymplasma, und in den sich teilenden »Keimzellen« bestimmt enthalten waren, durch das Stadium der jungen Neuroblasten hindurch, bis in die fertigen Ganglienzellen hinein, ist nicht nachgewiesen, doch ist sie höchst wahrscheinlich. In jungen Ganglienzellen befindet sich das Centriol immer zwischen dem Zellkern und der Austrittstelle des Neuriten, also in der Gegend des ehemaligen Cytoplasmazipfels des »Neuroblastenstadiums«. Hier sieht man vielfach eine umfangreiche Centroplasmakugel, in deren Centrum gerade die Centriolen liegen[3]. Diese Centroplasmakugeln erinnern auffallend an analoge Gebilde der Eizellen und auch in ihrem sonstigen Verhalten sind beide dieser Zellarten einander sehr ähnlich. Offenbar beteiligt sich das Centroplasma in den Ganglienzellen an der Verteilung des Tigroids, in den Eizellen

---

1 Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXI. 1913.

2 Riv. di patol. nerv. e mentale. Vol. II. 1897.

3 Vgl. meine Abhandl. in Sitzungsber. d. Kgl. Ges. d. Wiss. 1900. Nr. XVI., Textfig. und die bekannten Abbildungen von Holmgren, die sich auf Spinalganglienzellen von *Lophius* beziehen (Anat. Hefte. Bd. XII. 1899). Jetzt finde ich an meinen Präparaten solche Centroplasmahöfe sehr deutlich in den Spinalganglienzellen junger Froschlarven. Erhard (Arch. f. Zellforschung. Bd. VIII. 1912. S. 473) bestreitet neuestens das Vorhandensein von Centriolen in Ganglienzellen.

an der der Dottersubstanz, in beiden daneben an der Verteilung des vom Zellkern gelieferten frischen Cytoplasmas. Da das alte Cytoplasma in den Ganglienzellen weich bleibt, und sich vielleicht dazu noch mit dem neu zugekommenen mischt, sieht man da keine scharfe Grenze zwischen den in Betracht kommenden Plasmaarten. Überall kommt diese Erscheinung nicht vor, und besonders in etwas älteren Zellen sind offenbar auch die Centriolen schon überflüssig[1].

II. Die „Zellrudimente" und die Zellregeneration bei der Bildung der Blutkörperchen.

Über die Bildung der Blutkörperchen verschiedener Art im embryonalen Gewebe und in verschiedenen Geweben des fertigen Wirbeltierkörpers — wieder beziehen sich die folgenden Angaben bloß auf diesen — sind wir heute ziemlich genau unterrichtet[2], und mit den geformten Elementen des Blutes, den verschiedensten Formen der »weißen« und der »roten« Blutkörperchen und den Thrombocyten, beschäftigen sich ebenfalls viele Arbeiten aus den letzten Jahren[3]. Man kann somit sagen, daß wir die hier in Betracht kommenden Elemente ziemlich gut kennen.

Soviel ich beurteilen kann, handelt es sich auch hier um Erscheinungen, die man im Sinne der Lehre von der Reduktion und der Regeneration des Plasmas deuten könnte. Es wird vielleicht nicht ohne Wert sein, wenn ich da auf einige Möglichkeiten hinweise, mit denen man bisher nicht gerechnet hat, und wenn ich das tatsächlich Vorhandene hervorhebe.

Bei der ersten Anlage der Blutkörperchen, im embryonalen Mesenchym z. B., handelt es sich nach der gewöhnlichen Auffassung um ein Funktionswachstum bestimmter Zellen, Mesenchymzellen und Intimazellen, um ein Loslösen derselben, nachdem sie sich in ihrem Aussehen von den andern Elementen differenziert haben, aus dem Verbande des Gewebes. Man sollte jetzt darauf Rücksicht nehmen, ob es wirklich dasselbe Protoplasma ist, wie dasjenige der in den im Verbande des Gewebes bleibenden Zellen, welches zu dem Cytoplasma der Lympho-

[1] Man findet sie auch in solchen Zellen nicht.

[2] Vgl. z. B. die Arbeiten von Maximoff im Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. 1909. Bd. LXXIV. 1909. Bd. LXXIX. 1912. Bd. LXXX. 1912, jene von Dantschakoff daselbst. Bd. LXXIII. 1909 usw., von Weill in Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIII. 1913 und viele andre.

[3] Vor allem sei da auf die Arbeiten von Weidenreich, Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. 1909. Anat. Record. Bd. IV. 1910, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XIX. 1912 u. a. hingewiesen.

cyten und Erythrocyten wird, oder, was nach meiner Ansicht gut möglich ist, eine andre Generation von Plasma. Es sind da sehr genaue Untersuchungen notwendig, denn auf die bisherigen Angaben, bei denen diese Möglichkeit nicht erwogen wurde, kann man sich nicht, so genau sie auch sonst sind, vollkommen verlassen. Wie bei den Neuroblasten ist jedenfalls auch hier möglich, daß sich das Protoplasma schon früher bildet und erst dann, als Cytoplasma, zusammen mit dem Zellkern aus dem Gewebsverbande loslöst.

Was die auf diese oder jene Weise frei gewordenen Zellelemente betrifft, die man im Embryonnalkörper und in den blutbildenden Organen des fertigen Körpers, dann jedenfalls auch in der Lymphe und im Blut, vorfindet, so handelt es sich da wieder um Zellrudimente bzw. Zellen am Anfange der »Zellregeneration«. Nach den Untersuchungen von WEIDENREICH gibt es da an den blutbildenden Stellen und auch in der Lymphe »große« und »kleine« Lymphocyten, als Elemente, aus denen sich auf der einen Seite die weißen, auf der andern die roten Blutkörperchen bilden. Ihre Formen sind verschieden, doch lassen sie sich, wie WEIDENREICH[1] zeigt, in Reihen anordnen, die mit Zellkernen anfangen, an deren Oberfläche sich eine minimal dünne Cytoplasmaschicht befindet. Die ursprünglichste Form sollen nach ihm die sogenannten »großen« Lymphocyten vorstellen, aus denen durch fortgesetzte Teilungen die »kleinen« entstehen. Sowohl bei den ersteren wie bei den andern sieht man charakteristische Formen mit einer minimalen Menge von Cytoplasma, also stark »reduzierte« Zellen, wenn nicht Zellrudimente. Der Grund dieser Erscheinung kann verschieden sein, und es ist schwierig, da etwas Bestimmtes zu sagen. Entweder lösen sich die Zellen in diesem Zustande aus dem Gewebe los, welche Möglichkeit wir ja schon oben angedeutet haben, oder, und dies würde aus den Angaben von WEIDENREICH hervorgehen, reduziert sich (daneben?) der cytoplasmatische Anteil bei den schnell nacheinander folgenden Teilungen der Elemente. Es würde sich da also, so wie in der oben besprochenen Anlage der Extremität, darum handeln, daß da möglichst schnell viele Zellkerne geschaffen werden, da ja später schon Zeit genug zur Bildung der Cytoplasmaanteile sein wird. Das eine ist sicher: die Entwicklungsreihe beginnt mit ganz entschieden »reduzierten« Zellen und führt zu vollwertigen Zellen, wie es in diesem Falle die großen Leucocytenformen mit ihrem amöboiden Zellkörper sind, in dem es sogar auch zur Exoplasma- und Endoplasmabildung, also zur Bildung einer neuen Generation von Cytoplasma kommt.

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. 1909. Taf. XXXI.

Auf solche Elemente, die »Lymphocyten«, haben schon ältere Autoren hingewiesen, und es ist selbstverständlich, daß sie in den älteren Blastemtheorien eine wichtige Rolle spielten. Noch Robin verweist (1873) auf sie, als auf »freie« Zellkerne, »noyaux libres«. Die spätere Cytologie, die überall vollwertige Zellen voraussetzte, hatte für sie wenig Verständnis, und in keiner der neueren Theorien spielten sie eine besondere Rolle. — Es handelt sich jetzt noch um die Frage, ob es möglich ist, daß sich da von den Elementen in gewissen Fällen bloß die Zellkerne erhalten. Die sehr gewissenhaften Autoren, die sich jetzt mit modernen Methoden mit den Blutelementen beschäftigten, erwähnen keine »nackten« Zellkerne, sondern sie sagen, daß da überall ein, wenn manchmal auch etwas schwer nachweisbarer Cytoplasmasaum vorhanden ist. Demgegenüber kann man auf eine ältere Beobachtung von Stricker[1] hinweisen, nach der im Blute des Frosches »nackte« Lymphocyten vorkommen sollten, die nach seiner Beobachtung sogar das Cytoplasma bilden und wieder in ihr Inneres einziehen könnten. Gegen die »in vivo«-Beobachtungen an Blutkörperchen könnte man jedenfalls einwenden, daß bei ihnen das feine Cytoplasma leicht übersehen werden kann[2], doch ein andrer Autor, jedenfalls wieder aus der Schule von Stricker[3], behauptet, er habe solche nackte Zellkerne auch an fixierten Blutkörperchen von Säugern und von Amphibien beobachtet. Möglich ist es, daß solche wenigstens hie und da vorkommen, eine allgemeine Erscheinung sind sie wohl nicht, immer sind jedoch stark reduzierte Zellen als ein wichtiges Entwicklungsstadium bei der Entwicklung des Blutes aufzufassen.

Wenn nicht bei der Anlage der Elemente, im Sinne der Hypothese, die ich in diesem Kapitel anfangs aufgestellt habe, so hat bei der »Regeneration« aus den Rudimenten die »cytoblastische Funktion« der Zellkerne eine besondere Bedeutung. Darauf, daß es in fertigen Elementen, in großen amöboiden Elementen — aber auch in kleineren Lymphocyten — auch später zu einer nochmaligen Protoplasmabildung auf Grundlage der Zellkerne kommen kann, die sich dann in der Endoplasmabildung zeigt, haben wir schon hingewiesen. Solche Endoplasmahöfe, die sich zuerst in der Umgebung der Centriolen (als Centro-

[1] Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1877.

[2] Darauf macht z. B. v. Ebner in seiner Bearbeitung des III. Bandes der Gewebelehre von Kölliker, 1902, S. 716, aufmerksam. Sonst auch Stöhr, Arch. f. mikr. Anat. XXXIII. 1889.

[3] Růžička in der Allgem. Wiener mediz. Zeitung. Bd. XXXIX. 1894.

plasma?) zeigen, beschreibt z. B. WEIDENREICH[1], und auch auf die bekannten Untersuchungen von M. HEIDENHAIN[2] über Leucocyten und deren Sphärenbildungen kann man da hinweisen. Bei Evertebraten beschreibt neuestens JOSEPH[3] eigentümliche Sphärenbildungen in Leucocyten von Lumbricus.

In den drei Fällen, die bisher zur Besprechung kamen, handelte es sich um Zellelemente, die in der Zeit, zu der es sich bei ihnen um Reduktion bzw. um Regeneration handelt, im ganzen frei liegen, oder sich wenigstens nicht in einem zu engen Verbande eines Gewebes befinden. Die Elemente der Froschlarvenextremität waren nur mittels ganz feiner Cytodesmen untereinander verbunden, die Neuroblasten lagen anfangs vollkommen frei in den Lücken des Gewebes, und von den Blutkörperchen braucht es nicht besonders hervorgehoben zu werden. In allen diesen Fällen konnte man die Reduktion den schnell aufeinander folgenden Teilungen zuschreiben, während der es keine Zeit zum Nachwachsen des Cytoplasmas gab, und ein solches eigentlich auch vollkommen überflüssig war, da ja die Zellkerne — zusammen mit einem Reste des Cytoplasmas, den meine Theorie voraussetzt — genügten. Im folgenden handelt es sich um Fälle etwas andrer Natur, solche, in denen das Protoplasma, Cytoplasma bzw. Endoplasma, durch »Verbrauch« beim Übergange desselben in eine andre Art des Plasmas bzw. in eine Grundsubstanz »reduziert« wird. Zwei verschiedene Fälle kann man da unterscheiden. In dem einen wird das Protoplasma innerhalb einer »Gesamtzelle« zum Exoplasma verwandelt und dadurch »verbraucht«, in dem andern geht es bei der Grundsubstanzbildung als eigentliches »Cytoplasma« für den Zellkern verloren.

III. Die Regeneration des Endoplasmas in Epidermis- und in Chorda dorsalis-Zellen.

Bei fertigen Zellen der Epidermis der Wirbeltiere und bei den epidermoiden Chordazellen kann man, wie ich darauf seinerzeit (1903) hingewiesen habe, neben »Gesamtzellen« noch »Endoplasmazellen« (unter welchem Namen das Endoplasma zusammen mit dem Zellkern verstanden wird) unterscheiden. Es handelt sich da bekanntlich um Gewebe mit Intercellularlücken und die äußere Grenze der »Gesamtzelle« entspricht da der äußeren Grenze der ursprünglichen embryonalen

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. 1909. Taf. XXXI, Fig. 1 *a—i*.
[2] Festschrift f. KÖLLIKER. 1891.
[3] Arbeiten zool. Institut Wien. 18. 1909.

Zelle, die noch »monoplasmatisch« war, das ist jener Zellen, in denen sich die beiden Plasmaarten, Endoplasma und Exoplasma, noch nicht unterscheiden ließen. Diese, d. i. die äußere Grenze, verschiebt oder verändert sich also nicht, dagegen bleibt die Endoplasma-Exoplasmagrenze nicht immer dieselbe. Die Zelle als Ganzes kann sich da nicht reduzieren, dagegen kann das innere Endoplasma, die »Endoplasmazelle«, bei dem Prozesse der Exoplasmabildung verbraucht werden.

Die Exoplasmabildung, die bekanntlich in einer Konsolidierung des Protoplasmas, offenbar auch in dieselbe begleitenden chemischen Veränderungen besteht, kann, wie ich darauf unlängst hingewiesen habe[1], auf zweierlei Weise vor sich gehen. Entweder verdichtet sich das Cytoplasma auf der Oberfläche der Zelle (Gesamtzelle), die so veränderte Schicht wird breiter und breiter, so daß schließlich das übrige im ursprünglichen Zustande gebliebene »Endoplasma« auf immer engeren und engeren Raum in der Nähe des Zellkernes beschränkt wird — die »Endoplasmazelle« »reduziert« sich bei der Exoplasmabildung — oder es verändert sich das gesamte Cytoplasma der Zelle auf einmal in der Richtung des Exoplasmas, und der Zellkern liegt dann als Rudiment inmitten einer »Exoplasmazelle«. Es kann sich dann auf seiner Oberfläche mit der Zeit wieder neues Endoplasma, wieder eine neue »Endoplasmazelle« »regenerieren«. Das Endoplasma ist also entweder »primär« und es entspricht dem ursprünglichen Protoplasma der Zelle, dessen Rest es vorstellt (»Protendoplasma«), oder es handelt sich da um neugebildetes Protoplasma, welches der Zellkern an seiner Oberfläche inmitten des Exoplasmas produziert hat — »sekundäres« Endoplasma (»Deutendoplasma«). Auf diese Unterschiede habe ich bereits früher in andern Arbeiten hingewiesen, doch ich muß sie hier nochmals hervorheben, da sie gerade für unser Thema von ausschlaggebender Wichtigkeit sind. Wir werden später übrigens ähnliche Verhältnisse aus den Grundsubstanzgeweben kennen lernen.

An dieser Stelle muß uns wieder die Frage interessieren, die wir leider nicht vollständig beantworten können, ob sich in der sich reduzierenden Zelle oder in der Nähe des allein da inmitten des Exoplasmas bleibenden Zellkernes auch das Centriol erhält. Die ursprünglichen Zellen, sowohl die Epidermis-, wie die Chordazellen enthielten die Centriole, von den Epidermiszellen, an denen die Frage nicht gelöst ist, ist es sehr unwahrscheinlich, daß da das Centriol später in den Bereich des Exoplasmas kommen würde, und in den Chordazellen kann man, in einem Falle sehr deutlich die in der Nähe des Zellkernes verbleibenden

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XLV. 1914. Bd. XLVII. 1915.

und an den weiteren Entwicklungsprozessen sich beteiligenden Centriolen beobachten.

Noch etwas kann man da beobachten. Dasjenige, was ich in den Epidermiszellen als »Endoplasmazellen« bezeichne, ist immer ein Teil der Gesamtzelle, und es sind mir keine Fälle bekannt, in denen sich das Endoplasma aus einer Epidermiszelle loslösen und als selbständiges Element z. B. in den Lücken des Gewebes leben könnte. Von den Epithelzellen hat man bekanntlich etwas ähnliches vielfach angenommen, und ich kann da z. B. Retterer nennen, der in zahlreichen Arbeiten die Ansicht verteidigt, daß sich aus Epithelzellen verschiedene Elemente andrer Bedeutung bilden können, weiter z. B. Blaizos[1] u. a. Am Chordagewebe kann man Erscheinungen beobachten, welche dafür sprechen, daß etwas ähnliches unter besonderen Umständen eigentlich nicht zur Unmöglichkeit gehören würde. Auch hier werden jedenfalls die Endoplasmazellen nicht frei, da sie hier in den festen Exoplasmakapseln eingeschlossen sind, doch sie haben hier im Innern der großen Centralvacuolen der anfangs blasigen Chordazellen Raum genug zu ihrer Entfaltung, bei der sie sich sehr selbständig, so wie selbständige Elemente, benehmen.

A. Die Epidermiszellen der Wirbeltiere.

Fälle, welche zugunsten unsrer Lehre sprechen, habe ich besonders in einer größeren, 1909 veröffentlichten Abhandlung[2] beschrieben und ich werde hier die wichtigsten davon anführen.

In einer mehrschichtigen Epidermis eines Fisches z. B. muß man die Basalzellen als die ursprünglichsten Zellen betrachten, und vielfach wächst das Epithel nur durch fortgesetzte Zellteilungen in der Schicht der Basalzellen. Diese Basalzellen haben manchmal das Protoplasma noch nicht in die zwei bekannten Plasmaarten »differenziert«. Wenigstens unterhalb des Zellkernes sieht man da dann nur eine Art Plasma, während man oberhalb desselben schon inmitten des zu einer oberflächlichen Schicht zusammengedrückten Exoplasmas das weiche Endoplasma beobachten kann[3]. Solche Zellen sind noch nicht typisch, »diplasmatisch«, dagegen sind jene der höheren Epidermisschichten

[1] Compt. rend. assoc. anatom. 10. réun. 1908.

[2] Anat. Hefte. Bd. XXXIX. 1909. — Auf die Cytoplasmaneubildung in Epidermiszellen habe ich sonst schon früher, Anat. Anzeiger. Bd. XXXI. 1907. S. 504, kurz hingewiesen.

[3] S. 75. Vgl. Fig. 63, Taf. IX/X, die jedenfalls nur einen Fall mit wenig Endoplasma darstellt.

dieser Art, d. i. immer ganz deutlich »diplasmatisch«, doch auch in ihnen kann man oberhalb des Zellkernes, bei *Petromyzon* z. B., sehr deutlich[1] eine Stelle beobachten, wo auch das Endoplasma aus einer besonders feinen Plasmaart besteht, die sich oft durch Verschleimung verändert. Schließlich folgen, bei in Wasser lebenden Anamniern, die Deckzellen mit ihren ebenfalls zum Exoplasma zugehörenden Deckplatten. In diesen habe ich bei Petromyzon Fälle beobachtet, wo das Endoplasma inmitten der Gesamtzelle an seiner Oberfläche eine neue innere Schicht von Exoplasma gebildet hat[2], so daß sich da inmitten der ursprünglichen Zelle eine neue befand, und einmal beobachtete ich auch, daß sich eine solche innere Zelle in zwei Zellen geteilt hat, so daß man da ein Bild sah, das auf dasjenige der »Groupes isogéniques« des Knorpels erinnerte[3]. — Alle diese Erscheinungen, die ich in meiner Abhandlung ausführlicher beschreibe, sprechen dafür, daß sich in Epidermiszellen, und zwar oberhalb des Zellkernes, in der Umgebung des Centriols — das habe ich bisher nicht genau feststellen können — Protoplasma neu bildet und daß es als »primäres« Endoplasma das bisherige Plasma der Zelle verdrängt[4].

In einem Falle, bei *Petromyzon*, und zwar in der Gegend der Hornzähne, beobachtete ich, daß sich in bestimmten Partien der Epidermis das gesamte Protoplasma der Zellen unter massenhafter Fibrillenbildung zu Exoplasma verändert, so daß der Zellkern dann inmitten des Exoplasmas liegt[5]. Solche Zellen beteiligen sich dann allem Anscheine nach an der Bildung der Hornsubstanz der Zähne, und zwar verändert sich das gesamte Plasma in diese und nur die Zellkerne bleiben erhalten[6].

Es können da weiter die Kolbenzellen der Teleostierepidermis genannt werden[7]. In diesen Elementen sieht man wieder inmitten des Exoplasmas, welches offenbar dem ursprünglichen Plasma der Zellen entspricht, in verschiedener Menge das granulierte Endoplasma. In ihm werden die Secrete der Zellen abgelagert, während die Aufgabe des Exoplasmas bei der Secretbildung bisher unbekannt ist[8].

Schließlich kann ich auf die verhornende mehrschichtige Epidermis der Säugetiere, mit der ich mich ebenfalls in der oben zitierten

[1] Taf. III/IV, Fig. 24, 31, 32. l. c.
[2] Taf. III/IV, Fig. 28 l. c.
[3] Taf. III/IV, Fig. 29 l. c.
[4] Vgl. auch S. 96 l. c.
[5] Taf. V/VI, Fig. 36 l. c.
[6] Vgl. dieselbe Abbildung l. c.
[7] S. 200 l. c.
[8] Vgl. Taf. XIII/XIV, XV l. c.

Arbeit beschäftigte, hinweisen. Auch hier sind die Basalzellen »monoplasmatisch«[1], und wieder sieht man da — jedenfalls nicht immer deutlich genug — wie sich in den Zellen der nächsten Reihe enge und dann breitere Räume mit Endoplasma in der Umgebung des Zellkernes bilden. Anfangs wird vielleicht auch hier das neue Protoplasma in der Umgebung der Centriolen abgelagert. Jetzt sind die Zellen »diplasmatisch«, doch kann ihr Aussehen sehr verschieden sein. In der oben zitierten Abbildung handelt es sich noch um verhältnismäßig breite Endoplasmahöfe, in der Regel kann man da jedoch nicht mehr als eine »perinucleare Lücke« beobachten, die man früher allgemein durch Schrumpfung des Zellkernes oder des Plasmas erklären wollte. In günstigen Fällen kann man sich davon überzeugen, daß in der Lücke ein feines Protoplasmagerüst vorhanden ist, und zu der Ansicht, daß es sich da wirklich um Protoplasma und nicht um Koagulate handelt, kommt man auch bei Vergleich verschiedener Formen der Epidermiszellen miteinander. Es handelt sich da wieder um neu an der Kernoberfläche entstandenes, »regeneriertes« Protoplasma, welches da entstanden ist, nachdem sich das übrige schon — wovon ich gleich sprechen werde — verändert hat. An einem sehr günstigen Objekte, Hufanlagen des Pferdes, konnte ich sogar Zuwachsschichten um das Endoplasma herum, im Exoplasma, beobachten[2], was dafür sprechen würde, daß sich das frische innere Plasma schichtenweise in Exoplasma verändert. Retterer beobachtete[3], daß sich an Epithelzellen, jedenfalls handelte es sich da nicht um verhornende Epithelzellen, nach andauernder mechanischer Reizung um den Zellkern herum ein breiterer Saum von »Hyaloplasma«, wie er es nennt, wohl »Endoplasma«, bildet, wobei das übrige Plasma zur Seite verdrängt wird.

Verwandeln sich, wie es in der verhornenden Epidermis der Wirbeltiere der Fall ist, die breiten, bis beinahe zum Zellkern reichenden Exoplasmen in Hornsubstanz, haben wir einen Zustand vor uns, der vollkommen an eine Grundsubstanz erinnert. Inmitten einer durch Protoplasmaumwandlung, Fibrillenbildung und Ablagerung von »Bausecreten« stark veränderten, vor allem verhärteten Substanz, liegen jetzt die Zellkerne, zusammen mit den minimalen Endoplasmaschichten als »Endoplasmazellen« und entsprechen so vollkommen den »Grundsubstanzzellen«. In diesem Falle ist jedenfalls eine Regeneration der Zellrudimente, die sicher anfangs ihre Lebensfähigkeit noch nicht

---

[1] Vgl. S. 156, Taf. XI/XII, Fig. 77 l. c.

[2] S. 161 l. c.

[3] Journal de l'anat. et physiol. T. XLIV. 1908.

verloren haben, in Anbetracht der harten Substanz, in der sie liegen, unmöglich. Sehr bald schrumpfen übrigens auch die Endoplasmen und schließlich auch die Zellkerne, doch auch diese letzteren können sich anfangs, als Analogon der »Grundsubstanzkerne«, eine Zeitlang, vielleicht auch dauernd, im Horngewebe erhalten. Auch im Horngewebe der Cyclostomen, von dem wir oben gesprochen haben, erhalten sich oft solche Zellkerne.

B. Epidermoide Zellen der Chorda dorsalis der Wirbeltiere.

Ich habe da Zellen der Teleostierchorda im Sinne, auf die ich unlängst in einer besonderen Abhandlung[1] hingewiesen habe. Die typischen Chordazellen der Teleostier sind vesiculös bzw. »blasig«, und durch einen eigentümlichen Prozeß können sich solche Zellen, wie ich mich an Belone acus davon überzeugen konnte, in »epidermoide«, das ist jenen der Epidermis ähnliche Elemente, umwandeln, und wieder handelt es sich da um Neubildung von Protoplasma, um »Regeneration« von Endoplasmazellen. Im vorangehenden Falle, in den Epidermiszellen, konnte sich das neu zugekommene Plasma nicht gut entfalten, anders ist es in den Chordazellen, die in ihrer Centralvacuole dem Protoplasma einen großen Raum zu seiner Entfaltung als Endoplasmazelle bieten.

In den blasigen Zellen, die ursprünglicher sind, hat sich fast das gesamte Cytoplasma, wie es wahrscheinlich die im Gewebe waltenden mechanischen Momente verlangten, in ein festes homogenes Exoplasma verwandelt, und nur in der unmittelbaren Nähe des Zellkernes hat sich da eine kleine Partie Protoplasma mit Centriol, die wahrscheinlich dem Centroplasma entspricht, erhalten[2]. Es handelt sich da um ein Rudiment, auf das sich in der Zelle das lebensfrische weiche Plasma »reduziert« hat, und von dem sich das Protoplasma wieder »regenerieren« kann. Auch in andern Chordazellen, z. B. in jenen der Amphibien[3], hat sich das Protoplasma der vesiculären Zelle in der Richtung des Exoplasmas verändert, ist homogen und fest geworden, doch der obenerwähnte Protoplasmahof läßt sich da nicht nachweisen. Es scheint, als ob da der Zellkern vollkommen nackt an der inneren Ober-

---

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XLV. 1914.

[2] Das Centriol ist wahrscheinlich vom Anfang an da. Boeke (Petrus Camper. Bd. I. 1902 und Anat. Anzeiger. Bd. XXXIII. 1908. S. 541) fand es immer in embryonalen Chordazellen der Teleostier.

[3] Vgl. meine Abhandl. im Anat. Anzeiger. Bd. XXXIV. 1909. S. 84. Fig. 1. S. 90.

fläche der exoplasmatischen Vacuolenwand der Zelle liegen würde; offenbar fehlt auch hier das Centriol nicht, nur konnte es bisher nicht entdeckt werden.

Aus dem Reste des weichen Protoplasmas, der sich in der Zelle beim Übergang des Plasmas in Exoplasma erhält, entsteht jetzt, wie ich mich davon bei *Belone* überzeugen konnte, neues Protoplasma, welches sich im Innern der großen Centralvacuole weiter entwickelt. Es bildet sich jetzt inmitten der alten »Gesamtzelle« eine wirkliche »Endoplasmazelle«. Nachdem sie größer geworden ist, bildet sich da auf der Grundlage des bisherigen Centroplasmas wieder neues Endoplasma und wieder eine neue Exoplasmaschicht erscheint da an der Oberfläche der inneren Zelle. Der Prozeß kann sich wiederholen, und so können sich zu der ursprünglichen mehrere weitere Exoplasmaschichten bzw. Kapseln zugesellen. Das Innere der ehemaligen Vacuole füllt sich auf diese Weise vollkommen mit Protoplasma, in dem sich sehr bald auch Tonofibrillen bilden. So, wie in Eizellen, regeneriert da in der Umgebung des Centriols, offenbar unter seiner Einwirkung, cyclisch das Protoplasma, und es lassen sich die auf diese Weise entstandenen Protoplasmaschichten, da sich das alte Plasma unterdessen in festeres Exoplasma verwandelt, sehr deutlich erkennen, man kann sie mit den »Periplasten« (Vejdovský), die aus Eizellen bekannt sind, vergleichen. Das Centriol liefert jedenfalls das neue Plasma nicht, und so muß man auch hier auf den etwas seitlich liegenden Zellkern hinweisen, der vielleicht das Plasma, das später vom Centriol-Centroplasmaapparat verteilt wird, produziert. Das Endoplasma bleibt da selbstverständlich im Innern der Gesamtzelle eingeschlossen, doch man kann sich ohne weiteres vorstellen, daß es sich, aus der Zelle befreit, auch selbständig entwickeln könnte. Vielleicht gelingt es einmal, diese Möglichkeit experimentell an einem geeigneten Objekte (die Chordazellen sind ja groß genug, daß man sie künstlich öffnen kann) zu erproben.

C. Der Chordaknorpel.

Krauss[1] und Pusanow[2] beobachteten, daß sich Zellen der Chorda dorsalis, und zwar typische blasige Chordazellen mit großen Vacuolen, unter Umständen in Knorpelzellen verwandeln können, und daß auf diese Weise inmitten des Chordagewebes, und aus diesem, ein typischer Hyalinknorpel entstehen kann. Derartige »Chordaknorpel«, die bei

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIII. 1908.

[2] Anat. Anzeiger. Bd. XLIV. 1913.

Amphibien und bei Reptilien ziemlich verbreitet sind, hielt man früher entweder für ein Produkt des indifferenten, wie man sagte, Chordaepithels, oder man hat angenommen, daß da von außen, durch die Chordascheiden hindurch, »Chondroblasten« in das Innere der Chorda eindringen und sich hier in Knorpelzellen umwandeln.

Bei der Umwandlung der Chordazellen in Knorpelzellen[1] handelt es sich um prinzipiell dieselbe Erscheinung, wie wir sie von dem vorangehenden Falle kennen, und der »Chordaknorpel« unterscheidet sich von einem »epidermoiden Chordagewebe« nur dadurch, daß in ihm die, außerdem durch spezifische Knorpelstoffe imprägnierten, Exoplasmen der einzelnen Zellen untereinander zu einer hyalinen Grundsubstanz verschmelzen. Im epidermoiden Chordagewebe bleiben bekanntlich die Intercellularlücken erhalten, und das Exoplasma hat da dasselbe Aussehen wie in typischen blasigen Chordazellen.

In den ursprünglichen Chordazellen, von denen der Prozeß ausgeht, sah man — bei Amblystoma z. B., auf das sich die Angaben von Krauss beziehen — bloß Zellkerne, die da an der inneren Oberfläche des Exoplasmas wie angeheftet waren. Vom Endoplasma war da keine Spur zu sehen, und auch das Centriol hat man da nicht beobachtet. Auf einmal wird da, am Anfang der eigentümlichen Chondrogenese, in der Umgebung des Zellkernes das feinere Protoplasma bemerkbar; es entstehen da, wie besonders Krauss schildert, feine plasmatische Netze, die sich durch die ganze Centralvacuole erstrecken, sie werden immer dichter und schließlich wird in das Innere der sich mit einer typischen Knorpelzelle, als einer »Endoplasmazelle«, füllenden ursprünglichen »Gesamtzelle«, auch der Zellkern hineinverschoben. Gleichzeitig wird das ursprüngliche Exoplasma bzw. das Plasma der ursprünglichen vacuolären Zelle, etwas dicker, seine Reaktion auf Farbstoffe wird eine andre, und indem die aneinander grenzenden Exoplasmen miteinander verschmelzen, kommt eine typische hyaline Grundsubstanz zustande.

Wieder begegnen wir da also einem Gewebe, in dem das aktive frische Plasma, das nur auf ein »Rudiment«, wie es scheint auf den Zellkern allein, »reduziert« war, neues Protoplasma, und zwar ein Protoplasma ganz andrer Art, als das frühere war, »regeneriert«. Nach der Analogie mit dem vorangehenden Falle sollte man erwarten, daß auch hier bei dem Prozesse der Regeneration dem Centriol eine besondere Rolle zukommt; dasjenige, was das Protoplasma produziert, ist

[1] Vgl. darüber auch meine Mitteilung im Anat. Anzeiger. Bd. XXXIV. 1909.

da offenbar wieder der Zellkern. Anfangs sah man da überhaupt, neben dem passiv sich verhaltenden Exoplasma, nur ihn.

IV. Die Reduktion und die Regeneration von „fixen“ Zellen mesenchymatischen Ursprungs.

So, wie gewisse »modifizierte« oder »reticuläre« (richtig »gerüstartige«) Epithelgewebe, enthält auch das Mesenchymgewebe ursprünglich Zellen, die mittels kurzer, dicker, oder langer, dünner, meist mannigfach sich verzweigenden und verbindenden Cytodesmen untereinander zusammenhängen[1]. Anfangs ist da, entgegen zu der früheren Auffassung, keine Grundsubstanz vorhanden, und eine solche kann da auf Grundlage des Protoplasmas auf verschiedene Weise entstehen. Es handelt sich dabei um etwa folgende Prozesse, die sich verschieden komplizieren können: Mesostromabildung, Exoplasmabildung, Fibrillenbildung und schließlich weitere chemische Umwandlungen und Ablagerung von Bausecreten[2].

In den verschiedenen Stadien des Prozesses der Grundsubstanzbildung, jenen, an denen sich die Mesenchymzellen direkt beteiligen — Bildung des Zellbrückennetzes am Anfang der Mesostromabildung, Fibrillenbildung, Bildung von Bausecreten — kann das Zellplasma, das ist das um den Zellkern angehäufte Protoplasma der »fixen« Zellen des Gewebes (der sogenannten »Fibroblasten«, wie sie unrichtig genannt werden), mehr oder weniger stark verbraucht werden. In der fertigen Grundsubstanz sieht man am Ende der Histogenese, wenn sich das Zellplasma unterdessen nicht erneuert hat, vielfach bloß Reste oder »Rudimente« von Zellen, die sich an den Lebenserscheinungen und der Funktion des Gewebes nicht beteiligen und auch nicht zu beteiligen brauchen, da ja die Grundsubstanz, wie wir heute wissen, ihr eigenes Leben hat[3]. Schon den älteren Autoren war es bekannt, daß sich die Zellen bei der Grundsubstanz- bzw. Fibrillenbildung in den verschiedenen Arten des fibrillären Gewebes stark verkleinern. SCHWANN[4]

---

[1] Über die Analogie des reticulären Epithels mit Mesenchym vgl. in Sitzungsber. d. Kgl. Ges. d. Wiss. in Prag, math.-naturw. Kl. 1899 und 1902. Verschiedene Formen des Mesenchymgewebes bzw. des Mesenchym-Mesostroma erwähne ich neuestens im Anat. Anzeiger (Bd. XLIV. 1913. S. 573).

[2] Vgl. Anat. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. Bd. XLVII. 1914.

[3] Sonst können, wie neuestens RENAUT (Archives d'anat. microsc. T. IX. 1907) zeigt, viele der Bindegewebszellen als »rhagiocrine« Zellen tätig sein. Die Ausscheidungen, die sie liefern, kommen wohl nur der Gewebsflüssigkeit zugute.

[4] »Untersuchungen«. 1839. S. 137.

dachte, daß sich dabei die Zellen als solche sogar vollkommen auflösen und daß sie im fertigen Bindegewebe fehlen, wo sie ja erst VIRCHOW viel später gefunden hat. BOLL, ein Schüler von MAX SCHULTZE[1], hat auf die Verkleinerung der Zellen bei der Histogenese des Bindegewebes hingewiesen, dann LWOFF[2] und andre. MAXIMOFF[3] zeigte, daß im lockeren Bindegewebe von den Bindegewebszellen nur dünne Platten übrigbleiben usw. Ich selbst beobachtete die Zellreduktion, um diese Erscheinung handelt es sich da nämlich wieder, z. B. bei der Bildung des fibrillären Bindegewebes, in dem wirklich von den Zellen oft bloß Zellkerne übrigbleiben, und dann bei der einiger Formen des Gallertgewebes, bei Froschlarven z. B.[4]. Besonders habe ich einmal auf die großen schönen Zellkerne, die man im fibrillären fötalen Bindegewebe der Selachier gefunden hat, hingewiesen[5], und solche Fälle — ich fand später dasselbe auch z. B. bei Salamandralarven — beweisen, daß sich der Zellkörper fast vollkommen reduzieren kann, ohne daß dabei der Zellkern, der ja jetzt in der ebenfalls lebenden Grundsubstanz liegt, etwas zu leiden hätte. Neuestens bestätigte diese Tatsache LAGUESSE[6], der ebenfalls bei Selachiern (Torpedo), und zwar im lamellären Subcutangewebe, schließlich nackte Zellkerne, als Reste von ehemaligen Bindegewebszellen vorfand. Dann v. KORFF[7], dessen Angaben sich auf Amphibienlarven und wieder auf Selachier beziehen, der jedoch der Ansicht ist, daß es sich da bloß um »protoplasmaarme Zellen« handelt. Neuestens meldet schließlich WETEKAMP[8], daß es im Gallertgewebe der Lamellibranchiaten vielfach bloß »Grundsubstanzkerne« — so habe ich es benannt[9] — gibt. Offenbar stellen solche überhaupt keine große Seltenheit vor. Bisher wollte man sie, da man unter dem Einfluß des Gedankens stand, die Grundsubstanz sei ein Ausscheidungsprodukt der Zellen, für solche nicht halten; heute fallen auch die letzten theoretischen Bedenken gegen die Annahme von derartigen Elementen, und wir wissen, daß es nicht überall vollwertige Zellen im Gewebe geben muß.

Daß die Zellkörper wirklich bei der Grundsubstanzbildung, und

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1871.
[2] Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. XCVIII. Abt. III. 1889.
[3] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVII. 1905. S. 688.
[4] Anat. Anzeiger. Bd. XL. 1911. S. 47.
[5] Anat. Hefte. Bd. XXXIX. 1909. S. 249.
[6] Arch. d'anat. microscop. T. XVI. 1914. S. 123.
[7] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1914. S. 271.
[8] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CXII. 1915.
[9] Anat. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 230.

nicht vielleicht bloß bei schnell nacheinander folgenden Zellteilungen, wie man ja ebenfalls annehmen könnte, reduziert wurden, beweist am besten der von mir vor Jahren untersuchte Fall, das Subcutangewebe der Froschlarven. Hier vermehren sich in großen Partien des Gewebes die Zellen sehr wenig, in einigen Stadien fast gar nicht, und sie gelangen da in der wachsenden Grundsubstanz sehr weit voneinander. Trotzdem sind da die Zellkörper stark, wie es scheint bis auf die Zellkerne, reduziert. Die Zellen werden also bei der Grundsubstanzbildung »verbraucht«, und ihre Körper »reduzieren« sich auf bloße »Rudimente«. Vielfach sieht man dann inmitten der Grundsubstanz bloß die Zellkerne, und wieder muß man fragen, ob da wirklich bloß Zellkerne vorhanden sind, oder ob sich da nicht in der Nähe auch das Centriol, vielleicht mit anderen Organoiden und dem Centroplasma erhalten hat.

Die Mesenchymzellen enthalten vom Anfang an Centriolen, die in ihnen sehr bald von mehreren Autoren beschrieben wurden[1], und in Bindegewebszellen sind ebenfalls Centriolen bekannt[2]. Trotzdem kann man sie gerade in den Übergangsstadien, jenen, wo die Grundsubstanz schon angelegt ist, nicht immer finden, und in der Nähe der »Grundsubstanzkerne« habe ich sie bisher, und zwar an verschiedenen Objekten vergebens gesucht. Nur die Theorie von der Persistenz der Centriolen, die im Chordagewebe Bestätigung findet, führt mich zu der Annahme, daß auch da in keinem Stadium die Centriolen schwinden; vielleicht bleiben sie da ganz nahe des Zellkernes und in einem Zustande, in dem sie sich durch die üblichen Färbungen nicht leicht nachweisen lassen. Vielleicht in Vertiefungen an der Oberfläche des Zellkernes.

Die Zellrudimente, bzw. die stark verkleinerten Zellen, von denen ich bisher sprach, können sich länger erhalten und können sich auch durch Teilung vermehren, sie können aber auch nur ein schnell vorübergehendes Entwicklungsstadium bedeuten, und es können aus ihnen wieder typische große Bindegewebszellen werden, Fibroblasten, wie man sie unpassend nennt (da ja die Fibrillen auch vom extracellulären Protoplasma gebildet werden!). In andern Fällen »regenerieren«, wie sich schon v. Korff darüber ausspricht, aus den Zellrudimenten des embryonalen bzw. des larvalen Gewebes später größere Zellen

---

[1] Vgl. z. B. Heidenhain, Morphol. Arbeiten. Bd. VII. 1897, Meves, Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910. u. a. Meves zeichnet in seinen Abbildungen deutlich das Centroplasma mit dem Centriol.

[2] Vgl. z. B. Maximoff, Archiv für mikr. Anat. Bd. LXVII. 1905. Taf. XXXV.

besonderer Art, die jetzt wieder die Centriolen, diesmal sogar oft inmitten großer Centroplasmahöfe, zeigen.

Das Wesentlichste bei dem Prozesse der Grundsubstanzbildung ist jene Umbildung des Protoplasmas in eine festere homogone Plasmaart, die man als »Exoplasma« bezeichnen kann. Sowohl die verkleinerten bzw. reduzierten, wie auch die regenerierten Grundsubstanzzellen dieser oder jener Art kann man jetzt, da alles der Anlage nach protoplasmatisch ist, für »Endoplasmazellen« halten, und ihre Analogie mit den Endoplasmazellen des Epithel- bzw. Chordagewebes liegt auf der Hand[1]. Wenn sich nun diese Zellen inmitten der Grundsubstanz vermehren und eigene Exoplasmen bilden, handelt es sich da um Erscheinungen, die wir auch an Endoplasmazellen des Epithel- und Chordagewebes beobachten können. Dagegen kann man, wie ich oben bemerkte, an den soeben genannten Geweben niemals beobachten, daß sich die Endoplasmen aus dem Verbande des Gewebes loslösen und frei werden könnten. Gerade diese Erscheinung spielt in den Grundsubstanzgeweben eine besondere Rolle. In zahlreichen Fällen beobachtet man, wie sich sowohl im embryonalen Mesenchymgewebe wie in besonderen, auf seiner Grundlage entstandenen Geweben des fertigen Metazoenkörpers, massenhaft Zellen bzw. Zellrudimente aus dem Gewebe loslösen, in die Lücken des Gewebes gelangen, sich hier stark vermehren, sich hier bewegen, und wie schließlich einige von ihnen mit der Lymphe bzw. mit dem Blutstrome im Körper zirkulieren. Es handelt sich da besonders um Blutkörperchen verschiedener Art, die ich, als sonst selbständige Elemente, schon früher in einem besonderen Kapitel besprochen habe. An dieser Stelle sollte uns eigentlich bloß der Modus interessieren, auf den sie sich aus dem Gewebe loslösen. Maximoff, der diesen Prozeß neuestens am genauesten untersuchte, gibt an, daß es sich da um »Abrundung und Isolierung« von Mesenchym- bzw. Intimazellen handelt, doch es ist, nach meiner Überzeugung, nicht ausgeschlossen, daß auch hier die Plasmabildung, auf die man bisher nicht Rücksicht nahm, eine Rolle spielt, so daß das Plasma des Mesenchyms und das Cytoplasma der Blutkörperchen verschiedenen Generationen des Plasmas angehören würden; nur die Zellkerne würden sich da differenzieren. Da ich die Frage schon oben berührt habe, begnüge ich mich im folgenden mit dem Hinweis auf verschiedene Arten der »fixen« Elemente der Mesenchymreihe.

---

[1] Vgl. meine Abhandl. vom Jahre 1903, Anat. Anzeiger. Bd. XXII. In dieser legte ich jedenfalls auf die »Regeneration« des Cytoplasmas bei der Genese der verschiedenen Zellen noch zu wenig Nachdruck.

A. Fixe Bindegewebszellen.

Auf die Tatsache, daß sich fixe Bindegewebszellen bei der Grundsubstanzbildung bzw. der Fibrillenbildung in dem in Entwicklung begriffenen fibrillären Bindegewebe verkleinern und sich dabei vollkommen reduzieren können, wurde schon oben hingewiesen. SCHWANN und BOLL haben wir schon genannt, und ich könnte da noch bemerken, daß z. B. BOLL nicht im sichern war, ob die Bindegewebszellen des fertigen fibrillären Bindegewebes mit den Embryonalzellen, welche seine Fibrillen produzieren, identisch sind. Auch LWOFF und FLEMMING sprechen vom Verbrauch des Cytoplasmas, und letzterer stellte sich vor, daß von der Zelloberfläche der fibrillenbildenden Zellen Schichten des Cytoplasmas an die Grundsubstanz abgegeben werden.

Ich selbst habe schon in meiner ersten Arbeit, in der ich auf die Histogenese des fibrillären Bindegewebes eingegangen bin[1], darauf hingewiesen, daß sich da, nachdem das alte Plasma verbraucht ist, neues in der Form der definitiven Bindegewebszellen bilden muß. Nach meiner heutigen Überzeugung ist der Wert der Bindegewebszellen überhaupt ein verschiedener. Einige davon sind Neubildungen in der Umgebung der Zellkerne, und ihre Gestalt ist von verschiedenen Umständen, darunter von dem Verlauf der Bindegewebsfasern in der Gegend, wo sich die Zellen befinden, abhängig, andre Bindegewebszellen stellen Reste ehemaliger Mesenchymzellen, die sich nur so erhalten konnten, daß sich das Protoplasma fortwährend erneuert hat. Manche von den Zellen beteiligen sich schließlich überhaupt nicht ausgiebiger an den Prozessen der Grundsubstanzbildung und ihr Protoplasma ändert sich vielleicht nicht besonders. Wird, in den früheren Fällen, das Protoplasma nicht erneuert bzw. neugebildet, bleiben von den Zellen bloß die oben schon erwähnten Rudimente übrig.

B. Osteoblasten.

Aus den »Zellen« bzw. den »Zellrudimenten« des fertigen Mesenchymgewebes, bzw. des jungen oder des älteren Bindegewebes, entstehen da, wo sich ein Knochen bilden soll, die sogenannten »Osteoblasten«, die zwar, wie wir jetzt wissen, keine Bildner der Knochengrundsubstanz sind, trotzdem immer eine nicht unwichtige Rolle bei dem Vorgange der Knochenbildung spielen. Ich habe da, wie ich nicht besonders zu bemerken brauche, die Knochenbildung auf der Grundlage des Bindegewebes im Sinne.

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XXII. 1903. S. 549; Bd. XXXI. 1907. S. 503.

Einen ausführlichen Bericht über die Osteogenese auf Grundlage des embryonalen Bindegewebes bei Säugetieren veröffentlichte vor einigen Jahren Adele Hartmann[1], und es sollen hier die Resultate, unter Anwendung meiner Nomenklatur, kurz mitgeteilt werden. — Sie beweist, daß das embryonale Bindegewebe aus einem Symplasma besteht, in dem sich zwischen den Zellkernen Bindegewebsfibrillen bilden. Bei der eigentlichen Osteogenese wird das extranucleäre Protoplasma, indem es noch zahlreichere Bindegewebsfibrillen bildet, zur Grundsubstanz des Knochengewebes, die sogleich mit Kalksalzen imprägniert wird. Während dies geschieht, bilden sich um die einzelnen Zellkerne herum enge und dann immer breitere Höfe von frischem Protoplasma, und es entstehen so als vollkommen neue Elemente auf Grundlage der Zellkerne die sogenannten »Osteoblasten«. Gleich nach ihrem Entstehen vermehren sich diese Zellen, und einzelne von ihnen werden dann, wenn der Knochen zuwächst, in sein Inneres, als »Knochenzellen«, eingeschlossen. Das ursprüngliche Protoplasma eines symplasmatischen Gewebes wird daher, um das Gesagte kurz zu rekapitulieren, als primäres Synexoplasma (»Protexoplasma«) zur Knochengrundsubstanz, und die Zellkerne produzieren neues Protoplasma, »sekundäres Endoplasma« (»Deutendoplasma«) in der Gestalt der großen »Osteoblasten«. Nach meinen eigenen Erfahrungen an ähnlichen Objekten möchte ich zu der Schilderung noch bemerken, daß dem symplasmatischen Stadium offenbar noch ein primitiveres vorangeht, in dem man Zellen, Mesenchymzellen, und extracelluläres Protoplasma in der Form sich verzweigender und untereinander verbindender Cytodesmen unterscheiden kann. Bei älteren Säugetierföten, die ich untersucht habe, verhält es sich schon etwas anders. Hier ist das fibrilläre Bindegewebe, auf dessen Grundlage der Knochen entstehen soll, im ganzen gerüstartig gebaut, und man sieht da schon deutlich kleine Bindegewebszellen, die man als Zellrudimente auffassen kann, und erst diese wandeln sich in die großen Osteoblasten um, unter Neubildung des Plasmas. Es gäbe da, wie mir scheint, Unterschiede zwischen ganz jungen und älteren Geweben.

Über die Einzelheiten des Prozesses, wie nämlich die großen Osteoblasten aus den Zellrudimenten bzw. den Zellkernen »regenerieren«, berichtet Hartmann nicht, und wieder wird man feststellen müssen, ob sich da das Centriol, vielleicht mit Centroplasma, an der Protoplamaneubildung, um die es sich da handelt, beteiligt. In den Osteo-

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1910.

blasten des von mir untersuchten Objektes, Unterkiefer einer neugeborenen Katze, konnte ich die Centriolen immer leicht nachweisen, und die größeren fertigen Zellen dieser Art enthalten da immer deutliche, zuerst kleine, dann größere Centroplasmakugeln mit den Centriolen. Man sieht sie gut an Eisenhämatoxylinpräparaten als helle große Höfe inmitten der Zellen, neben den etwas zur Seite geschobenen Zellkernen, und auch die Centriolen lassen sich da deutlich nachweisen[1].

Da man in den kleinen Bindegewebszellen bloß das Centriol nachweisen konnte, hängt das Vorhandensein der großen Centroplasmakugel in den Osteoblasten wahrscheinlich mit der Plasmaregeneration (bzw. Neubildung), welcher die Zellen ihre Größe verdanken, zusammen, und man kann annehmen, daß es in der fertigen Zelle zur Secretbildung auf irgend welche Weise in Beziehung steht. Man findet[2] in den großen, fertigen Osteoblasten, besonders an Bielschowsky-Präparaten, kleine kornförmige Gebilde, die zu der Secretion in Beziehung zu stehen scheinen. Die Osteoblasten scheiden zwar, wie schon aus dem, was oben gesagt wurde, hervorgeht, nicht die Grundsubstanz des Knochengewebes aus, doch sie produzieren ein Bausecret, welches die auf anderm Wege, durch Plasmaumbildung und Fibrillenbildung zustande gekommene Grundsubstanz imprägniert und so fester macht; vielleicht handelt es sich in diesem ihrem Produkte um eine Substanz, welche dann aus den in der Körperflüssigkeit vorhandenen Substanzen die Kalksalze bindet, und so die Verkalkung der Grundsubstanz bedingt[3].

C. Die Odontoblasten.

Vollkommen ähnliche Beziehungen, wie wir sie zwischen dem embryonalen symplasmatischen Bindegewebe und den Osteoblasten verzeichnet haben, können auch zwischen dem Papillengewebe und den »Odontoblasten« der Dentinzähne bestehen, doch hier findet man

[1] Die Centriolen fand in Osteoblasten zuerst Cohn (Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. 1897), dann van der Stricht (Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Rostock. 1896). Die Centroplasmahöfe erwähnt Maximoff (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXVI. 1910. S. 13) und liefert auch Abbildungen.

[2] Wie schon Spuler und v. Korff (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXIX. 1907. S. 539) beobachteten.

[3] Ich selbst habe noch unlängst (Anat. Anzeiger. Bd. XLIX. 1916) gesagt, die Osteoblasten scheiden jenes Secret aus und sie liefern auch die Kalksalze. Besser kann man sich vielleicht die Verkalkung auf dem hier angedeuteten Wege vorstellen. Eine die Kalksalze bindende organische Substanz gehört da nicht zur Unmöglichkeit.

schon eher deutliche Zellen, so wie wir sie auch aus dem fötalen Bindegewebe im vorangehenden Falle erwähnt haben.

Das Papillengewebe der Säugetiere enthält eine Grundsubstanz mit feinen präcollagenen Bindegewebsfibrillen und kleine, verzweigte Bindegewebszellen mit langen feinen Fortsätzen und mit Centriol bzw. einem Diplocentrum in der Nähe des Zellkernes[1]. Inmitten des Papillengewebes sind die Zellen gewöhnlich ziemlich groß, dagegen sind sie in der Nähe der Oberfläche, da, wo sich die Odontoblastenschicht bilden soll, klein, und vor dem wachsenden Rande des Zahnscherbchens findet man manchmal vollkommen »reduzierte« Zellen. Es handelt sich um Elemente, aus denen sich nächstens wieder große Zellen, die Odontoblasten, regenerieren sollen[2]. Einige haben, wie es scheint, den Wert von einfachen Grundsubstanzkernen, an den meisten sieht man jedoch deutlich einen Protoplasmazipfel, der peripherwärts gewendet ist. In diesen, wie ich sagte, reduzierten Zellen, bzw. in der Nähe der eventuell in Betracht kommenden Zellkerne, habe ich die Centriolen, die man sonst im Innern der Papillenzellen unschwer nachweisen kann, nicht gefunden. Ich finde sie sogleich, sobald sich die Zellen vergrößern und sich in Odontoblasten umzuwandeln anfangen. Die schnell sich vergrößernden Zellen enthalten sogar große Centroplasmakugeln, die man an jenen Präparaten, die nach Eisenhämatoxylinfärbung nur wenig entfärbt wurden, daran erkennt, daß sich die betreffende Stelle ganz entfärbt und in dem dunklen Zellkörper wie ein durchsichtiger runder Bezirk erscheint. Inmitten dieser Centrosphäre befindet sich jetzt das Centriol bzw., soweit ich zu erkennen vermag, das Diplocentrum. Die anfangs einem kleinen Osteoblasten nicht unähnliche Zelle wächst gleich in die Länge und erhält die bekannte Gestalt, wobei die Centrosphäre vom Anfang an an der gegen die Peripherie gewendeten Seite des Zellkernes, nahe an demselben liegt. Außerhalb der Centrosphäre ist da noch eine größere Partie des an den obenerwähnten Präparaten dunkel bleibenden Cytoplasmas vorhanden, und diese hat in den größten, vollentwickelten Zellen mit Rücksicht auf das Centroplasma manchmal so ein Aussehen, als ob es sich da um eine Exoplasmaschicht handeln würde.

---

[1] Ich fand solche in den Zähnen verschiedener Säugetiere. Vgl. meine Abhandlung im Anat. Anzeiger. Bd. XLV. 1914. S. 453.

[2] Zellrudimente finde ich jedenfalls manchmal auch inmitten des Papillengewebes erwachsener Zähne. Ich sah solche z. B. in dem Pulpagewebe menschlicher Molaren. Es handelte sich um große in unveränderter Grundsubstanz eingeschlossene, sehr frisch aussehende Zellkerne, an deren Oberfläche sich das Cytoplasma nicht nachweisen ließ.

So, wie in dem vorangehenden Falle, dem der jetzige auch sonst ganz ähnlich ist, kann ich annehmen, daß auch hier das Centriol bzw. der Centriol-Centroplasmaapparat zu dem Vergrößern der Zelle in irgend einer Beziehung steht und daß er sich in bereits fertigen Zellen an der Bildung der Zellsecrete beteiligt. Wieder findet man da die aus den Osteoblasten bekannten dunklen Körnchen (Plastosomen?), und wieder muß man sich vorstellen, daß die Odontoblasten, wenn sie auch die Zahnbeingrundsubstanz nicht bilden, doch bei der Anlage derselben eine wichtige Rolle spielen. Auch hier handelte es sich um Produktion von Secreten, die im Zahnbein abgelagert, dasselbe fester machen, und vielleicht die Kalksalze binden.

D. Vesiculöse Zellen und Vorknorpelzellen.

Nach dem Vorgange von Schaffer bezeichnet man als »vesiculöse« Zellen solche Zellen, »Zellen« im wahren Sinne des Wortes, »die mit einer festen, durch Turgordruck der eingeschlossenen Flüssigkeit gespannten Membran versehen« und »druckelastisch« sind[1]. Schaffer selbst rechnet sehr verschiedene Formen von Zellen hierher, Zellen z. B., in denen in einer Centralvacuole Flüssigkeit enthalten ist — die jedoch, da ihre »Wand« das Protoplasma selbst bildet, einer besonderen Zellmembran entbehren (Fettzellen, blasige Chordazellen), oder solche in denen sich innerhalb einer festen exoplasmatischen Hülle weiches Protoplasma befindet. Schließlich rechnet er auch Zellen mit relativ festem Protoplasma, die durch Scheidewände voneinander abgetrennt sind, hierher, so die Zellen der »Vorknorpelgewebe« (nach meiner Bezeichnung, die ich in diese Kategorie nicht rechnen würde). Solche »Zellen« kommen, wie man sieht, auf zweierlei Weise zustande, durch Flüssigkeitsansammlung — Vacuolenbildung —, und durch die Bildung eines weichen Endoplasmas, und nur diese letzteren werden uns hier interessieren. Solche »diplasmatische« Zellen können sich vielleicht manchmal aus Zellrudimenten, bestimmt aus »monoplasmatischen«, kleineren und größeren Zellen bilden.

Ich konnte unlängst die Bildung eigentümlicher vesiculöser Zellen inmitten des Papillengewebes der in Entwicklung begriffenen Zähne des Pferdes beobachten[2], und es genügt vielleicht, wenn ich dabei nur auf diesen Fall hinweise.

Die typische Papillenzelle ist in dem erwähnten Falle eine ziemlich große Zelle mit mehreren Fortsätzen, deren dichtes Protoplasma

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XXXVII. 1910. S. 233.
[2] Vgl. Anat. Anzeiger. Bd. XLV. 1914. S. 449.

überall dasselbe Aussehen hat. Neben dem großen, oft etwas seitlich gelegenen Zellkern kann man da, wie darauf schon bei andrer Gelegenheit hingewiesen wurde, das Centriol bzw. ein Diplocentrum beobachten. In einigen Fällen beobachtete ich in der Umgebung des Centriols einen hellen durchsichtigen Hof und dann beobachtete ich Zellen, in denen sich um den Zellkern ringsherum eine Lücke befand. In andern, zahlreichen Zellen war diese Lücke breiter, und schließlich waren da deutlich vesiculöse Zellen, in denen man in einem breiten Raum zwischen dem Zellkern und dem alten, zur Seite verschobenen und verdichteten Protoplasma das feine Endoplasma beobachten konnte. Inmitten des weichen Endoplasmas konnte nun, und zwar in einer Partie etwas verdichteten Protoplasmas, wieder das Centriol gefunden werden. Die zuerst monoplasmatische kompakte Zelle ist auf die soeben geschilderte Weise zu einer »diplasmatischen« bzw. »vesiculösen« Zelle geworden; allem Anscheine nach begann da die Ansammlung des neuen Plasmas, des Endoplasmas, zuerst in der Umgebung des Centriols, und wieder kann man da auf den Zellkern als den Bildner des Protoplasmas hinweisen, der in diesem Falle sogar bei dem Prozesse deutliche Veränderungen erfährt. Der zuerst große, ziemlich kompakte Zellkern hat da einen lockeren Bau erhalten und enthält weniger Chromatin als früher. Die so umgebildeten Zellen liegen in dem sonst unveränderten Papillengewebe bzw. dessen Grundsubstanz. Man kann sich jetzt einen Fall vorstellen, in dem sich die Exoplasmen solcher vesiculöser Zellen weiter verändern, der Grundsubstanz assimilieren und mit ihr verschmelzen, so daß aus den Endoplasmazellen »Grundsubstanzzellen« werden; auch einen solchen Fall, in dem derartige Zellen in einem gerüstartigen Gewebe sich entwickelnd, schließlich mit ihren Exoplasmen miteinander verschmelzen, so daß da zwischen den Zellen feste Scheidewände zustande kommen usw.

Das, was ich hier angegeben habe, kommt weniger in dem eigentlichen »vesiculösen« Gewebe, als eher in mit ihm — und mit dem nachfolgenden — nahe verwandten »Vorknorpelgewebe« vor. Auch hier handelt es sich bei der Bildung der großen, diesmal, wie ich oben in einer Anmerkung schon sagte, ziemlich dichtes Plasma enthaltenden Zellen, um Plasmabildung. Es sollte auf diese Umstände bei künftigen Untersuchungen Rücksicht genommen werden. Ich mache da z. B. auf dasjenige Vorknorpelgewebe aufmerksam, welches bei der Metamorphose von *Petromyzon* auf der Grundlage eines sogenannten Schleimknorpels entsteht. Der Schleimknorpel, der im Anschluß an das Kopfskelett des *Ammocoetes* sehr große Verbreitung hat,

besteht aus relativ kleinen verzweigten Zellen, mit einer Art Protoplasma, die in einer ziemlich festen Grundsubstanz mit Fibrillen liegen. Bei der Metamorphose vermehren sich diese Zellen und es entstehen an derselben Stelle zahlreiche blasige bzw. Vorknorpelzellen, die dicht aneinander liegend, ein »Vorknorpelgewebe« bauen[1]. Centriolen, große Centrosphären mit unregelmäßigen Periplasmabildungen beschreibt aus Vorknorpelzellen MEVES[2]. Die Zellen erinnern in ihrem Aussehen manchmal an Osteoblasten.

E. Knorpelzellen.

Die Knorpelzellen entstehen in der embryonalen Zeit aus Mesenchymzellen, in der späteren Zeit aus verschiedenen Formen der fixen Bindegewebszellen, jenen des fötalen und fertigen fibrillären, seltener auch denen des Gallertgewebes. Alle andern Formen der Chondrogenese haben nur eine geringere Bedeutung. Entweder entsteht dabei direkt der Knorpel, oder es bildet sich zuerst ein Übergangsgewebe, das dem im vorangehenden genannten Vorknorpelgewebe entspricht, und auch dem wirklichen vesiculösen Gewebe ähnlich sein kann[3].

Vielfach entstehen die Knorpelzellen aus stark reduzierten Bindegewebszellen, wie man sie im fibrillären Bindegewebe oder im Gallertgewebe vorfindet, oft aus Elementen, von denen sich, soweit man beurteilen kann, nichts als der Zellkern erhalten ist.

Abgesehen von SCHWANN, dessen Angaben sich auf die Chondrogenese bei Froschlarven beziehen, wo wirklich die Knorpelzellen auf der Grundlage von Grundsubstanzkernen zu entstehen scheinen, kann man da noch auf GOETTE hinweisen. In seiner Entwicklungsgeschichte der Unke (Bombinator) sagt er 1875 ausdrücklich, »daß die Embryonalzellen dem späteren Knorpelgewebe nur die Zellkerne unmittelbar überliefern, nicht aber zugleich die zugehörigen Zellenleiber«, und liefert auch Abbildungen der Grundsubstanzkerne, um die es sich dabei handelt. Bei andern Forschern, die unter dem Einflusse des Grundsatzes »omnis cellula a cellula« standen, fanden seine Angaben selbstverständlich wenig Beachtung, und erst in der neuesten Zeit, als man

[1] Vgl. SCHAFFER, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896 und meine Abhandl. im Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. Taf. XXX, Fig. 11, 14 u. a. Verschiedene Formen des Vorknorpelgewebes beschreibt SCHAFFER im Anat. Anzeiger. Bd. XXXVII. 1910 und in Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XLVII. 1910.

[2] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.

[3] Die neuentstandenen Knorpelzellen sind vielfach direkt »vesiculöse« Zellen. So jene der Froschlarven. Vgl. meine Abhandlung im Anat. Anzeiger. Bd. XL. 1911.

sich mit dem Grundsubstanzproblem wieder zu beschäftigen anfängt, beobachtete man wieder ähnliche Erscheinungen. Retterer[1] hat in seiner, jedenfalls etwas eigentümlichen, doch in vieler Hinsicht auf richtigen Beobachtungen begründeten Theorie der Grundsubstanzbildung darauf hingewiesen, daß bei der Knorpelbildung die Histogenese mit einem symplasmatischen Stadium beginnt. Um die in diesem Symplasma liegenden Zellkerne herum bilden sich später die Körper der Knorpelzellen, und zwar so, daß sich da — so stellt er sich den Vorgang vor — ein »chromophiles Protoplasma«, aus dem jene Körper bestehen, von dem »Hyaloplasma« sondert. Die Neubildung des Protoplasmas wird dabei eigentlich nicht direkt zugelassen, doch die Tatsache, daß die Körper sekundär entstehen, wird richtig hervorgehoben. In meinen eigenen Arbeiten von den Jahren 1903, und später vom Jahre 1911, habe ich verschiedene Typen der Chondrogenese, die ja nicht immer auf dieselbe Weise vor sich gehen muß, beschrieben. Unter anderm konnte ich[2] auf die Chondrogenese bei Selachiern hinweisen, wo die Knorpelzellen wirklich inmitten eines durch Verschmelzen der Zellkörper und der Zellverbindungen des ursprünglichen embryonalen Bindegewebes zustande kommenden Symplasmas als eine Neubildung erscheinen. In einer andern Arbeit[3] beschrieb ich dasselbe bei der Chondrogenese im Gallertgewebe der Froschlarven. In dem Gewebe sind von den Zellen nur Grundsubstanzkerne übriggeblieben, und von der Oberfläche derselben hebt sich da, wo aus ihnen Knorpelzellen entstehen sollen, ganz so, wie es Schwann beschreibt, eine dünne Membran ab. Diese entfernt sich weiter von der Zellkernoberfläche, und unter ihr formt sich das neugebildete Protoplasma zu einer neuen Zelle, der Knorpelzelle. Aus jener Membran, deren Erscheinen ich mir nicht anders erklären konnte, als so, daß ich annahm, daß auf der Oberfläche des Kernes doch eine minimale, sonst nicht nachweisbare Cytoplasmaschicht vorhanden war, bildet sich die primäre Kapsel der Knorpelzelle. Das neu entstehende Cytoplasma, mit dem jedenfalls aus dem Zellkern auch viel Flüssigkeit ausgetreten ist — es handelt sich da um eine Turgorzelle — bildet den Körper der neuen Zelle. Centriole habe ich in diesem Falle nicht beobachtet. Aus Knorpelzellen sind solche bekannt, ich selbst habe sie da vielfach beobachtet, und so kann ich annehmen, daß sie sich auch an der Zellregeneration, vielleicht auf dieselbe Weise, wie wir es an den Chordazellen und an

[1] Journal de l'anat. et physiol. 1900.
[2] Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 329.
[3] Anat. Anzeiger . Bd. XL. 1911.

den vesiculösen Zellen beobachtet haben, beteiligen. Die Grundsubstanz des Gallertgewebes hat sich, während sich auf der Grundlage der Zellkerne (bzw. der Zellrudimente, wie es meine Theorie voraussetzt) die Knorpelzellen gebildet haben, in eine feste Knorpelgrundsubstanz umgewandelt. Auch hier ist es wohl die »cytoblastische Tätigkeit« der Zellkerne, der man die Zellregeneration zuschreiben kann.

Zellkerne, bzw. Zellrudimente, beobachteten in Geweben, in denen es zur Chondrogenese kommt, auch andre Autoren. SCHAFFER beschreibt ähnliche Zellen aus der Epiglottis der Katze[1], doch hält er sie für »verdämmernde« Zellen. Offenbar sind es umgekehrt Elemente, die sich erst in Knorpelzellen umwandeln werden. NOVIKOFF zeichnet solche Elemente aus dem Perichondrium des Froschknorpels[2], und auch er hält sie für zugrundegehende Elemente. Derselbe Autor zeichnet anderswo[3] aus einigen Evertebratenknorpeln solche Grundsubstanzkerne, und ich kann da noch auf eine andre Abhandlung von SCHAFFER[4] hinweisen, wo ebenfalls aus einem Evertebraten-(Mollusken-)Knorpel solche Zellkerne dargestellt sind.

Neuestens erwähnt diese »Grundsubstanzkerne« und die Zellbildung bzw. Regeneration auf ihrer Grundlage, v. KORFF[5]. Er hat sie bei *Salamandra*-Larven, aber auch an andern Objekten beobachtet, und er faßt sie als »protoplasmaarme Zellen« auf, obzwar er einen Cytoplasmasaum an ihnen auch nicht beobachten konnte. Auf eine ähnliche Weise entstehen vielleicht öfters die Knorpelzellen. Ich selbst beobachtete z. B. bei der Chondrogenese bei Cyclostomen Bilder, die ich heute auf die hier angegebene Weise deuten würde, und besonders bei der Regeneration des Knorpelgewebes bei *Petromyzon* sah ich vielfach Zellrudimente im Bindegewebe, gleich daneben große vereinzelte und dann zu Knorpelgewebe vereinigte Knorpelzellen[6]. Nach den Abbildungen von SCHALK zu schließen[7], gibt es auch bei der Chondrogenese im embryonalen Gewebe des *Petromyzon* ähnliche Zustände.

Faßt man die Knorpelzellen auf diese Weise auf, versteht man jetzt auch die Bedeutung der sogenannten »Intercalarzellen«, die bei

---

[1] Anat. Hefte. Bd. XXXIII. 1907. Taf. XXXVI/XXXVII, Fig. 6, 12.
[2] Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XC. 1908. Taf. XIII, Fig. 60.
[3] Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CV. 1912.
[4] Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CV. 1913. Taf. XVIII, Fig. 4.
[5] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIV. 1914. S. 271. Textfig. 1. Taf. XI, Fig. 3—6.
[6] Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXXIV. 1912. Textfig. 3 und 5b.
[7] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIII. 1913. Textfig. 1—5.

der Chondrogenese vielfach, nicht immer, vorkommen[1]. Es handelt sich um Zellen des in Knorpel sich umwandelnden Gewebes, in denen eben kein Endoplasma in der Form der Knorpelzellen gebildet wird. Sie bleiben »monoplasmatisch« und werden als »dunkle prochondrale Elemente«, wie sie Strasser[2] nannte, oder als »Intercalarzellen«, zusammen mit dem Exoplasma derjeniger Zellen, die im Innern eine Endoplasmaknorpelzelle ausgebildet haben, eventuell auch mit dem verdichteten Zellbrückennetze des Gewebes, in Grundsubstanz umgewandelt bzw. assimiliert — auch ihr Zellkern wird dabei zur Grundsubstanz eingeschmolzen. Jedenfalls muß es sich dabei nicht immer um celluläre Gewebe handeln, dieselbe Erscheinung kann auch in einem symplasmatischen chondrogenetischen Gewebe vorkommen, dann handelt es sich bloß um einzelne Zellkerne, die nicht dazu kommen, daß sie an ihrer Oberfläche Knorpelzellen regenerieren. Jedenfalls darf man bei allen diesen Betrachtungen nicht vergessen, daß sich der Knorpel auf verschiedene Weise bilden kann. Nicht jede Knorpelzelle ist eine neugebildete Zelle und besonders da, wo man inmitten der Knorpelgrundsubstanz verzweigte Knorpelzellen findet, muß man daran denken, daß es sich um ehemalige verzweigte Mesenchym- bzw. Bindegewebszellen handeln kann, die bei der Grundsubstanzbildung in die Grundsubstanz, so wie sie waren, mit allen ihren Fortsätzen und eventuellen Anastomosen eingeschlossen wurden. Nur bei den abgerundeten Knorpelzellen, die jedenfalls in Wirbeltierknorpeln die typische Erscheinung vorstellen, muß man daran denken, daß es neugebildete bzw. regenerierte Elemente sind. Besondere Aufmerksamkeit verdienen z. B. die Knorpelzellen der Chordascheiden der Selachier. Hier handelt es sich um Elemente, die in der Gestalt von nackten Bindegewebszellen in das Innere der zuerst vollkommen zellfreien fibrösen Chordascheide eingedrungen sind, sich hier vermehrt haben, und sich da so verteilten, daß das Gewebe jetzt ein Aussehen hat, als ob es vom Anfang an zellhaltig wäre. Diese Zellen wandeln sich später in Knorpelzellen um und das ganze Gewebe verknorpelt, offenbar durch den Einfluß der Zellen. Bei der Umbildung in Knorpelzellen handelt es sich wieder um jene Erscheinung, welche uns in dieser Abhandlung interessiert. Offenbar bildet da der Zellkern neues Protoplasma, welches sich an

---

[1] Vgl. Schaffer, Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901 und meine Abhandlung in Anat. Hefte. Bd. XXI. 1903. S. 323. Taf. XXXVII/XXXVIII, Fig. 7. Bei Anuren kommen, soviel mir bekannt, bei der Chondrogenese solche Elemente nicht vor.

[2] Morphol. Jahrbuch. Bd. V. 1879.

seiner Oberfläche als eine kugelförmige typische Knorpelzelle anhäuft. Das übrige Protoplasma der meist spindelförmigen Zelle wird dabei als verknorpeltes Exoplasma zur Oberfläche der Zelle verschoben und in eine unregelmäßige Knorpelkapsel umgewandelt.

V. Die Geschlechtszellen.

Das Verhalten einiger Embryonalgewebe, in denen sich aus Symplasma Zellen besonderer Art loslösen und sich selbständig weiter entwickeln, ich erinnere da an das oben besprochene Verhalten des Nervengewebes bei der Entwicklung aus dem Neurosymplasma, weiter an das ebenfalls hier wenigstens erwähnte Loslösen der Blutkörperchen aus Mesenchymplasma, hat eine Analogie auch bei jenen Vorgängen, die sich im Keimepithel bzw. der Gonade bei der Entwicklung der Geschlechtselemente abspielen. Ich habe oben beim Besprechen der soeben erwähnten Fälle darauf hingewiesen, daß es sich da nicht um Differenzierung von vollwertigen Zellen durch Abgrenzung von zuerst gemeinschaftlichen Cytoplasmapartien, handeln muß, sondern daß sich da auch die Zellkerne allein differenzieren können und daß dann durch ihre Tätigkeit in dem ursprünglichen Symplasma Zellen entstehen können. In unserm Falle handelt es sich um Geschlechtszellen bzw. um Vorstufen bei deren Genese. Die einen Zellen davon, die Oogonien, verbleiben dann auch in späterem Entwicklungsstadium, als Eier, eine längere Zeit im Verbande des Gewebes, dagegen lösen sich die andern, die zuletzt zu Spermatozoiden werdenden Spermatogonien, in der Regel früher aus dem Gewebe los. Auch das Keimplasma, wenigstens die cytoplasmatischen Anteile der Keimzellen, kann demnach »regeneriert« besser neugebildet werden und dies beweist wieder die hohe Wichtigkeit der Zellkerne, die jedenfalls auch in diesem Falle nicht allein tätig sind, sondern immer mit einem kleinen Cytoplasmaanteile und dem Centriol zusammen. Gerade in diesem Falle, wo es sich um so wichtige Elemente des Tierkörpers handelt, sollten die Voraussetzungen der cellulären Histologie stimmen und gerade hier stimmt der Grundsatz »omnis cellula e cellula« nicht.

A. Die Bildung der Oogonien und der Eizellen.

Wie man aus zahlreichen und sehr genauen Angaben und aus den Abbildungen vieler Autoren zu erkennen vermag, ist das Gewebe der noch nicht voll entwickelten weiblichen Gonade bzw. diejenige Stelle derselben, wo sich in ihr die eigentlichen Keimzellen bilden, nicht in Zellen differenziert, sondern besteht aus einem Symplasma. Vor allem

beobachtet man dies in zahlreichen Fällen bei Evertebraten, aber auch bei Wirbeltieren kann man es beobachten, und die interessante Tatsache, daß die Gonade in einem Stadium ein Symplasma enthält, wurde schon von mehreren Autoren hervorgehoben. So macht z. B. auf diesen Umstand SKROBANSKY[1] aufmerksam, und neuestens betont die Tatsache in seinem Buche über »Zelle und Gewebe« ROHDE[2].

Neue Zellen entstehen in dem Symplasma, wie angegeben wird, in einigen Fällen so, daß sich zwischen den Zellkernen im Plasma Scheidewände bilden[3], oder so, daß das Symplasma in kleine, den Zellen entsprechende Stückchen zerreißt, oder schließlich, und dies habe ich alle Ursache anzunehmen, so, daß sich an der Oberfläche der einzelnen im Symplasma liegenden Zellkerne neue scharf umgrenzte Zellkörper bilden. Auch von jenen Fällen, in denen sich im Symplasma zwischen den einzelnen Zellkernen Scheidewände bilden, kann man annehmen, daß es sich da um Neubildung des Plasmas handelt und daß jene Scheidewände nichts als aus altem Plasma bestehende Verdichtungsschichten sind und vielleicht, bestimmt zu behaupten wage ich es nicht, läßt sich auch der dritte Vorgang ähnlich deuten. Das, was ich hier sagte, beweist vielleicht wenigstens so viel, daß sich die bisher bekannten Bilder auch anders deuten lassen, als man es gewöhnlich tut, und daneben kann man sich auf die uns bekannten Analogien stützen. In jedem Falle muß man da mit Neubildung des Protoplasmas rechnen, und ich werde später auch zeigen, daß man sogar in schon älteren Eizellen Beweise dafür beobachten kann, daß das Protoplasma von seiten der Zellkerne geliefert wird. Jedenfalls gibt es wohl auch — und dies will ich nicht bestreiten, Fälle, in denen man von Anfang an, sogar von den Furchungsstadien angefangen, typische Zellen beobachten kann.

Es ist nicht meine Absicht, hier eine auch nur etwas vollständigere Übersicht der Literatur folgen zu lassen, in welcher Angaben über die Entstehung von Keimzellen in einem Symplasma der weiblichen Gonade enthalten wären. Es genügt vielleicht, wenn ich vor allem aus der neuesten Literatur einige auf verschiedene Gruppen der Metazoen sich beziehende Angaben als Beispiel anführe, und auf die Frage nur aufmerksam mache.

Auf Trematoden, *Zoogonus mirus*, beziehen sich die Angaben

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXII. 1903. S. 626.

[2] Leipzig 1914. S. 75ff.

[3] Vgl. z. B. eine Abbildung bei KORSCHELT-HEIDER, Entwicklungsgesch. Allg. Teil. S. 354. Fig. 210.

von WASSERMANN[1]. Der Autor sagt ausdrücklich, daß er die zu den einzelnen Zellkernen zugehörenden »Plasmaterritorien« nicht beobachten konnte, und er zeichnet ein Symplasma mit ziemlich nahe aneinander liegenden Kernen.

Bei Nematoden beobachtete BOVERI[2] in den Geschlechtsröhren von *Ascaris* Symplasmen, aus denen Geschlechtselemente entstehen. Auf *Angiostomum* (*Rhabdonema*) *nigrovenosum* beziehen sich die Angaben einer Arbeit von SCHLEIP[3], doch deutet der Verfasser die Bilder — sie beziehen sich auf Eibildung in der Zwitterdrüse — so, als ob es sich da um eine Zerteilung des ursprünglichen Symplasmas handeln würde.

Auf Oligochäten, *Tubifex bavaricus*, beziehen sich die Angaben von OSCHMANN[4], welche, da sie auch mit Rücksicht auf das Wachstum des Eies wichtig sind, unten nochmals erwähnt werden. Nach der Angabe und den Abbildungen des Autors liegen im Ovarium die Zellkerne »dicht an- und übereinander und dazwischen ist kaum etwas zu erkennen« (S. 341). Offenbar ist auch hier das Ausgangsstadium ein Symplasma, und zwar ein Symplasma, in dem sich später sowieso das »Cytoplasma« stark vermehren muß.

Bei Mollusken, *Helix*, beobachtete BURESCH[5], daß »das wandständige Keimepithel« der Zwitterdrüse, von dem beiderlei Geschlechtselemente hervorgehen, »ein echtes Syncytium« ist, und der Autor liefert mit Rücksicht auf die Ovogenese eine Reihe von Abbildungen[6], die man ohne weiteres im Sinne unsrer Lehre deuten kann. Der Autor ist jedenfalls der Ansicht, daß es sich da bloß um die Abgrenzung bestimmter Protoplasmabezirke in der Umgebung der Zellkerne, in einem an der betreffenden Stelle stark wuchernden Symplasma handelt, doch seine Abbildungen zeigen deutlich, daß da in der Umgebung der Zellkerne Protoplasma zunimmt.

Die wichtigsten Angaben beziehen sich auf Arthropoden, und es wurden da in den verschiedensten Gruppen symplasmatische Anfangsstadien bei der Bildung der weiblichen Gonade bzw. deren Geschlechtselemente beobachtet. Auf Copepoden (*Cyclops*) beziehen sich

---

1 Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIII. 1913. S. 17. Taf. I, Fig. 11.
2 Anat. Anzeiger. Bd. II. 1887.
3 Arch. f Zellforschung. Bd. VII. 1912. S. 93.
4 Arch. f. Zellforschung. Bd. XII. 1914.
5 Arch. f. Zellforschung. Bd. VII. 1912. S. 320, 326.
6 Taf. XXX, Fig. 4—9. l. c.

z. B. eine Angabe von MATSCHOCK[1] und die älteren Angaben von HAECKER[2].

Viele Angaben beziehen sich auf Insektenovarien. Bei KORSCHELT-HEIDER[3] findet man eine Abbildung, die den symplasmatischen Zustand der Endkammer der Eiröhre zeigen. Sonst verweise ich auf die Abhandlung von WIELOWIEJSKI[4], welcher jedenfalls auch zahlreiche Fälle abbildet, in denen Zellen ganz deutlich differenziert sind, und auf die große Monographie von VEJDOVSKÝ[5], welche deshalb wichtig ist, da sich der Verfasser bereits die Tatsache des Neuentstehens der Zellen vergegenwärtigt hat und direkt von »Neocytoplasma« spricht. Die hier enthaltenen Angaben beziehen sich auf den Acridier *Diestramena*. Schließlich kann ich z. B. noch die Abhandlung von DEMANDT über den Geschlechtsapparat von *Dytiscus*[6] erwähnen, in der wieder sehr deutlich das Symplasma der Endkammer der Eiröhre und die in derselben erscheinenden Eizellen dargestellt sind.

Was die Wirbeltiere betrifft, so dachte man bis unlängst, daß da die Sache komplizierter ist. Man hat da auf besondere, nach den Geschlechtern bisher nicht differenzierte »Urgeschlechtszellen« (»Urkeimzellen«) hingewiesen, die WALDEYER in den ersten Anlagen der Gonade fand, und dann auf die eigentlichen Geschlechtselemente. Man wollte an den ersteren das Vorhandensein einer »Keimbahn« nachweisen. Nach den neuesten Angaben von v. BERENBERG-GOSSLER[7] muß man annehmen, daß die vermutlichen »Urgeschlechtszellen« nichts andres sind als »entodermale Wanderzellen«, die sich in Mesoderm verwandeln.

Was die weibliche Gonade, die uns hier interessiert, betrifft, so hat früher schon SKROBANSKI[8] darauf hingewiesen, daß in den jungen PFLÜGERschen Schläuchen der symplasmatische Zustand das »normale und typische Verhalten« vorstellt. Dasselbe geht auch aus den Untersuchungen von WINIWARTER[9] und denjenigen von WINIWARTER-

[1] Arch. f. Zellforschung. Bd. V. 1910.

[2] Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895. Taf. XIV. Zool. Jahrbücher. Bd. V. 1892.

[3] Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. Lief. 1. 1902. S. 257. Fig. 213.

[4] Anzeiger der Akad. d. Wiss. in Krakau. 1908.

[5] »Das Problem der Vererbungsträger.« Prag 1912. S. 167. Taf. XI, Fig. 230 bis 232.

[6] Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

[7] Anat. Anzeiger. Bd. XLVII. 1914.

[8] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXII. 1903.

[9] Archives de biologie. T. XVII. 1900.

Sainmont[1] hervor. Die zahlreichen Abbildungen dieser Autoren zeigen in jungen Pflügerschen Schläuchen nirgends deutliche Zellgrenzen, welche man nach der Zellenlehre gerade in so wichtigen Geweben voraussetzen sollte. Später differenzieren sich da jedenfalls die Zellen, und in dem Ovarium neugeborener Säuger sieht man, wie ich mich auch davon überzeugen konnte, überall differenzierte Zellen. Wieder kann man dabei daran denken, daß das Cytoplasma der großen Eizellen dem Symplasma gegenüber, aus dem später die Nährzellen entstehen, etwas Neues vorstelle.

Aus den hier zusammengestellten Angaben, die nur einen kleinen Bruchteil der in der Literatur enthaltenen vorstellen, geht hervor, daß die Anlage bzw. die noch in Entwicklung begriffene Partie der weiblichen Gonade, bei verschiedensten Gruppen der Metazoen symplasmatisch sein kann, und daß man, soweit das Cytoplasma in Betracht kommt, nicht gut von einer »Keimbahn« sprechen kann, wenigstens ist sie in diesem Sinne keine Regel. [Man kann da übrigens auf die neueren Regenerationsversuche (Janda 1912) hinweisen, nach denen die Gonade aus »somatischem« Material regeneriert wird, was, vorausgesetzt natürlich, daß eine solche Gonade wirklich vollwertig ist, noch deutlicher gegen die Notwendigkeit einer »Keimbahn« sprechen würde.]

In jedem Falle hat die Natur kein Bestreben, das zu bestimmten Zellkernen gehörende Cytoplasma selbständig, das ist von anderm Cytoplasma ganz unabhängig, entwickeln zu lassen. Sie läßt es in symplasmatischen Geweben wachsen, bis zu der Zeit, in der da in der Umgebung bestimmter Zellkerne größere Zellen, die eigentlichen Keimzellen (hier die Eier) erscheinen; und wieder ist es ganz unmöglich, den Moment zu bestimmen, in dem die Bildung dieses neuen Plasmas anfängt. Selbstverständlich sind die jetzt großen Zellkerne, die wir in den Eizellen sehen, Schwesterkerne derjeingen, die man in den Nährzellen, Follikelzellen, Thecazellen usw., wie wir alle die den Eizellen beigegebenen Elemente zu nennen pflegen, sieht, doch das Cytoplasma, auf welches es da ankommt, ist nach meiner Theorie eine Neubildung. Die Analogie mit andern Geweben macht es auch in jenen Fällen höchst wahrscheinlich, in denen man es nicht direkt beobachten kann. Aus dem Gesagten würde hervorgehen, daß die Zellkerne eigentlich viel wichtiger sind als das Cytoplasma, doch wieder muß man annehmen, daß sich mit den Zellkernen immer die Centriolen und offenbar auch andre Organoide erhalten, denen dann bei der Regeneration der Zellkörper eine wichtige Rolle zukommt.

[1] Archives de biologie. Bd. XXIV. 1908.

Einmal entstanden, vergrößern sich die Oogonien, um diese handelt es sich anfangs, und die fertigen Eizellen gehören bekanntlich zu den größten Zellelementen des Metazoenkörpers. Auch dabei kommt wahrscheinlich dem Zellkern eine wichtige Rolle zu, doch wieder kann man sich davon, daß der Zellkern an das Cytoplasma Stoffe abgibt, nur in jenen günstigen Fällen überzeugen, wo diese in besonderen Schichten, deren Grenzen man sieht, abgelagert werden. Das Cytoplasma der Eizelle ist, so wie dasjenige der Ganglienzellen und der Leucocyten, weich, und die Plasmaarten mischen sich da offenbar sehr leicht miteinander. Eher schon kann man aus der Verteilung der ebenfalls vom Zellkern gelieferten Substanzen, des Dottermaterials, darauf schließen, daß dabei der Zellkern tätig ist. Darauf hat vor allem Munson hingewiesen.

Die hier erwähnte Zunahme des Cytoplasmas durch Ablagerung des neuen Cytoplasmas an der Zellkernoberfläche wurde mehrmals beobachtet. Neuestens beschreibt z. B. Oschmann einen sehr instruktiven Fall bei einem Oligochäten[1]. Er beschreibt da »Wachstumszonen« und erwähnt das Vorhandensein von Dotterkörnchen in ihnen. »Zuerst entsteht nur eine schmale Schicht, welche an Ausdehnung immer zunehmend, das Ei schließlich um ein Vielfaches vergrößert, so daß das frühere Plasma (bis zu Beginn der Dotterbildung) zu einer engen Partie am Rande des Eies verdrängt wird[2].« In andern Zellen spielt bei der Verteilung des neuen Zellplasmas und des mit demselben ausgeschiedenen Dottermaterials der Centriol-Centroplasmaapparat eine gewisse Rolle, doch dies sind Umstände, auf welche wir anfangs schon hingewiesen haben (S. 667), und es ist nicht notwendig, die Sache hier nochmals zu besprechen. Später nimmt jedenfalls die einmal auf die hier angedeutete Weise zustande gekommene Eizelle gleichmäßig zu und wird größer und größer. In einer besonderen Abhandlung beschäftigte sich neuestens Jörgensen[3] sehr eingehend mit diesem Thema.

B. Die Bildung der Spermatogonien und der Spermatozoiden.

So wie die Anlage der weiblichen, hat bekanntlich auch jene der männlichen Gonade oft eine symplasmatische Anlage, und was die Bildung der Spermatogonien betrifft, so handelt es sich da um ähn-

[1] Arch. f. Zellforschung. Bd. XII. 1914. S. 303, 319, 340. Taf. XXIII, Fig. 32. Taf. XXIV, Fig. 43, 48. Taf. XXV, Fig. 65 *D*, 71 *D*.

[2] L. c. 340.

[3] Arch. f. Zellforschung. Bd. X. 1913.

liche Erscheinungen wie wir sie oben erwähnten. Jedenfalls muß man sich vergegenwärtigen, daß es Elemente sind, die einer andern Entwicklungsstufe der Gonade entsprechen, als jene des vorangehenden Falles.

Auf die Evertebraten, bei denen die Details der Spermatogonienbildung sehr verschieden sein können, will ich nicht genauer eingehen; es genügt ja, wenn ich im vorangehenden eine größere Reihe von auf die weibliche Gonade sich beziehenden Angaben zusammengestellt habe. Ein paar Beispiele sollen da trotzdem genannt werden. Ich verweise da wieder auf die Abbildungen und Angaben in der Entwicklungsgeschichte von KORSCHELT-HEIDER[1], und was spezielle Arbeiten betrifft, z. B. auf die Angaben von SCHMALZ[2], nach denen bei Ostracoden das Keimpolster im Hoden »ein Syncytium mit sehr kleinen Kernen« darstellt, von BURESCH[3], die sich auf die Spermatogenese in der Zwitterdrüse von *Helix* beziehen — hier entstehen die Spermatogonien in einem ausgesprochen symplasmatischen Keimepithel — und auf jene von KUSCHAKEWITSCH[4], die sich ebenfalls auf die Molluskenzwitterdrüse (*Prosobranchia*) beziehen. Der Autor zeichnet da wirkliche »Zellrudimente«, Zellkerne, die bloß an einer Seite von einer Cytoplasmakappe bedeckt sind und in ihrem Aussehen an die obenerwähnten Neuroblasten erinnern. Schließlich auf die Angaben von DEMANDT über den Hoden von *Dytiscus*[5] usw. — Demgegenüber gibt es auch Angaben, nach denen das in der Gonade ursprünglich vorhandene Symplasma bei der Spermatogonienbildung regelrecht in Plasmaterritorien zerteilt werden soll. So deutet z. B. SCHLEIP[6] das von ihm bei *Angiostomum* gefundene auf diese Weise.

Ausführlicher will ich auf das ursprüngliche Verhalten der embryonalen männlichen Gonade der Wirbeltiere und auf die bei der Präspermatogenese daselbst vorkommenden Prozesse hinweisen.

Mit den Zuständen in den embryonalen Hodenschläuchen der Wirbeltiere beschäftigt sich — abgesehen von älteren Autoren — neuestens POPOFF[7]. Nach seiner Schilderung zu schließen, wären die Schläuche anfangs solid und symplasmatisch, doch bald entstehen in

1 Z. B. S. 473, Fig. 278; S. 290, Fig. 485.
2 Arch. f. Zellforschung. Bd. VIII. 1912.
3 Arch. f. Zellforschung. Bd. VII. 1912.
4 Daselbst. Bd. X. 1913.
5 Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
6 Arch. f. Zellforschung. Bd. VII. 1912. S. 100. Taf. IV, Fig. 1—6.
7 Archives de biol. T. XXIV. 1908.

ihnen größere Zellen, die schon frühere Autoren unter dem Namen der »Ursamenzellen« (»Ureier«, »ovules mâles«) beschrieben haben. Diese Zellen entstehen im Symplasma vielleicht auf die von uns hier überall betonte Weise, doch sie erhalten sich nur eine kürzere Zeit. Dann schwinden sie. Es folgt eine »unité cellulaire secondaire«, aus der sich zum zweitenmal, diesmal definitiv, eine »dualité cellulaire« entwickelt. In der fötalen und älteren Gonade bilden sich neben dem offenbar immer dableibenden Symplasma die wirklichen »Spermatogonien«, die nach längerer Entwicklung schließlich zu Spermatozoiden werden.

Frühere Autoren waren davon überzeugt, daß sich in den in der Entwicklung begriffenen, und Spermatozoiden schon liefernden Hodenschläuchen gegeneinander abgegrenzte Zellen befinden, und so bilden sie es auch in den schematischen Abbildungen, die man in verschiedenen Lehrbüchern finden kann, ab. Dies war ein Postulat der Zellenlehre, und es ist ganz selbstverständlich, daß man in so wichtigen Organen, wie es das Ovarium und der Hoden sind, das Vorhandensein von Zellen und zwar vom Anfang der Entwicklung an, voraussetzen mußte. v. Ebner erwähnt zuerst (1871) ein syncytiales, wie er sagt, »Keimnetz«, in dem die Spermatoblasten entstehen. Sonst spricht er trotzdem von »Zellen«, von Sertolischen Zellen und von Spermatogonien. Seine neueren Abbildungen zeigen ganz deutlich das Symplasma der Wandschicht mit zweierlei Zellkernen; aus den einen von diesen Zellkernen entstehen später wirkliche Zellen, die Spermatogonien[1]. Lenhossék, der sich später mit der Spermatogenese beschäftigt hat[2], zeichnet überall Zellen, er wagt jedoch nicht in der protoplasmatischen Wandschicht, wo zuerst die Zellkerne der späteren Spermatogonien liegen, deutliche Zellgrenzen einzuzeichnen. Auf die Tatsache, daß da ein Symplasma vorhanden ist, hat vor allem Regaud[3] in seinen wichtigen Arbeiten hingewiesen. Die Spermatogonien entstehen nach ihm in diesem Symplasma und zwar war Regaud anfangs (1900) der Ansicht, daß es die Sertoli-Zellkerne sind, welche die Spermatogonien liefern. Jetzt muß man also von einem »Sertoli-Symplasma« sprechen, in dem sich besondere, später frei werdende Zellen bilden, und die Ver-

[1] Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXI. 1888. S. 253. Taf. XV, Fig. 1—10, *w*. 1—10; Fig. 11, 12 *h*. 11, 12. — Vgl. auch die schematischen Abbildungen v. Ebners in Köllikers Handbuch der Gewebelehre. Bd. III, 1902. S. 432.

[2] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898.

[3] Arch. d'anat. microscopique. T. IV. 1901 (hier die ältere Literatur) und Comptes rendus de l'assoc. des anatomistes. 9. réunion. 1907.

hältnisse sind da wieder dieselben, wie wir sie oben aus dem »Neuroblasten« liefernde »Neurosymplasma« erwähnt haben. Das Vorhandensein eines SERTOLI-Symplasmas da, wo frühere Autoren besondere SERTOLI-Zellen zu erblicken glaubten, bestätigte neuestens z. B. KIRILOFF[1].

Ganz am Anfang gibt es da bloß ein Symplasma mit einer großen Anzahl von Zellkernen, und man kann dreierlei annehmen: Entweder sind vom Anfang an besondere, bisher durch nichts auffallende Zellkerne vorhanden, welche sich zu denen der Spermatogonien entwickeln, oder es sind alle Zellkerne gleich, entwickeln sich zu »SERTOLI-Kernen«, und aus ihnen bilden sich dann die der Spermatogonien, so daß die »SERTOLI-Kerne« die älteren Gebilde vorstellen würden, oder schließlich sind die ursprünglichen Zellkerne als indifferent, und alle als gleichwertig anzusehen, und aus ihnen differenzieren sich an der einen Seite die »SERTOLI-Kerne«, auf der andern die Kerne der künftigen Spermatogonien. Die erste der hier ausgesprochenen Deutungen deckt sich mit der gewöhnlichen Auffassung, welche jedenfalls voraussetzt, daß es sich dabei nicht um ein Symplasma, sondern um vollwertige Zellen handelt, und daß da überhaupt eine Keimbahn vorhanden ist. Die »SERTOLI-Kerne, bzw., wie es diese Autoren auffassen, »SERTOLI-Zellen«, hätten auf diese Weise mit den eigentlichen Geschlechtselementen nichts gemeinschaftlich. Die zweite Deutung wurde 1900 von REGAUD ausgesprochen[2], und der Autor war der Ansicht, daß sich aus den »SERTOLI-Elementen« als den Mutterzellen die Spermatogonien bilden, und die dritte Deutung wird neuestens von HOVEN[3] vertreten. Dieser letztere Autor spricht da von »indifferenten Epithelialzellen«, aus denen einerseits die SERTOLI-Zellen, auf der andern Seite die Spermatogonien entstehen sollen. HOVEN ist, wie er das schon in den Terminen angedeutet hat, wieder ein Vertreter der Ansicht, daß es da nicht ein Symplasma, sondern Zellen gibt.

Bedenkt man, daß in den embryonalen Hodenschläuchen ein Symplasma vorhanden war und daß in den tätigen Hodenschläuchen wieder ein Symplasma vorhanden ist, dessen Teile man ja doch überall zwischen den cellulären Elementen sehen kann, so muß man einsehen, daß das Symplasma in diesem Falle ursprünglich ist. Jetzt handelt es sich bloß um die gegenseitigen Beziehungen der Zellkerne, und hier ist selbstverständlich bloß derjenige zu entscheiden berufen, der sich

[1] Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIX. 1912.
[2] Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1900.
[3] Anat. Anzeiger. Bd. XLVII. 1914.

selbst sehr genau mit dem Objekt beschäftigt hat. Die drei Möglichkeiten, die wir oben hervorgehoben haben, bestehen auch heute noch; sicher ist in jedem Falle, daß da später einige Zellkerne in dem ursprünglichen, wie ich sagte, Symplasma liegen bleiben, das sind die »Sertoli-Kerne«, nach Hoven auch die der »indifferenten Epithelzellen«, und daß andere Zellkerne sich mit einem Cytoplasmamantel versehen aus dem Symplasma loslösen, das sind die »Spermatogonien«.

Die Spermatogonien stellen wieder, so wie die ihnen analogen Neuroblasten, anfangs bloße Zellrudimente dar. Zellkerne, die sich mit (wie es ja Regaud zeichnet) einer kleinen, offenbar das Zentriol enthaltenden Cytoplasmapartie aus dem ursprünglichen gemeinsamen Symplasma losgelöst haben und jetzt in dessen Lücken liegen. Bestimmte Zellkerne des Symplasmas bilden daher Zellen, kann man kurz sagen. Nach dem Loslösen der Zellrudimente regeneriert sich offenbar gleich das Cytoplasma, es entsteht, dies kann man überall sehen, ein deutlicher Cytoplasmasaum an allen Seiten des Zellkernes, dieser Saum wird breiter und die neue Zelle ist als vollwertige Zelle fertig. Wie in andern Fällen, stellt also der Zellkörper gegenüber dem ursprünglichen Protoplasma, in dem der Zellkörper bisher gelegen ist, eine Neubildung vor.

Das Cytoplasma der Spermatogonien ist offenbar als neuentstandenes Plasma viel feiner als das ältere Cytoplasma des Sertoli-(bzw. nach Hoven des Epithelial-) Symplasmas, es hat eben mit der älteren Protoplasmageneration, die durch das Symplasma repräsentiert wird, nicht viel gemeinschaftlich. Es enthält, wie es z. B. Regaud (1909) zeigte, Plastosomen, doch diese sieht man da überall im Plasma.

Interessant sind in dieser Beziehung die Resultate der Untersuchungen über Einwirkung der Röntgenstrahlen auf die Bestandteile der Hodenschläuche bei Säugern. Regaud[1] zeigte, daß nach länger dauernder Beleuchtung das Cytoplasma der Geschlechtselemente abgetötet wird, während dabei das Sertoli-Symplasma vollkommen intakt bleibt. Dauert die Beleuchtung nicht zu lange, erscheinen in den Hodenschläuchen wieder neue Geschlechtselemente. Offenbar hat die Strahlenwirkung zwar das Cytoplasma und die Zellkerne der Geschlechtselemente getötet, sie hat jedoch den im Symplasma liegenden Zellkernen noch nicht die Fähigkeit der Cytoplasmabildung genommen. Erst nach lange dauernder Beleuchtung schwindet auch diese und es kommt schon zu der Bildung der Spermatogonien und der Geschlechts-

[1] Comptes rend. assoc. anatom. 1907.

elemente nicht mehr. Die Versuche von REGAUD haben neuestens auch andre Autoren wiederholt, z. B. WAKELIN BARRATT und ARNOLD[1], doch diese Autoren sprechen nur von »Zellen«.

Gewöhnlich hält man die SERTOLI-Zellen bzw. das SERTOLI-Symplasma für Ernährer der Geschlechtselemente, und gegen diese Auffassung, die sich übrigens auch auf Tatsachen stützt, läßt sich vom Standpunkte meiner Lehre nichts einwenden. Es läßt sich ja voraussetzen, daß das Protoplasma, das da nach der Bildung der Spermatogonie übriggeblieben ist, und das ursprünglich ja deren Zellkerne ernährte und mit ihnen überhaupt zusammenlebte, auch weiter die Spermatogonien und die fertigen Geschlechtselemente wird ernähren können.

So viel über die Bildung der Spermatogonien. Aus den so benannten Zellen bilden sich, wie wir wissen, die Spermatocyten, aus diesen die Spermatiden und in diesen entstehen schließlich die Spermatozoiden. Bei der Bildung der Spermatozoiden handelt es sich, und dies ist ja allgemein bekannt, wieder um einen Reduktionsprozeß, bei dem von der ursprünglichen, vollen oder vollwertigen Zelle ein wirkliches Zellrudiment übrigbleibt. Ein Zellrudiment, dessen wichtigster Teil der Zellkern ist, dem jedoch, wie man weiß, auch das Centriol und eine kleine Partie des Cytoplasmas mit einigen der wichtigsten Organoiden — abgesehen von dem Locomotionsapparate — beigegeben ist. Man spricht, wenn man die Spermatozoidenbildung erwähnt, in der Regel von »plasmatischer Reduction«, und benützt so den Namen, den ich in einem viel allgemeineren Sinne anwende.

Die Spermatozoiden sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, sogar Prototypen »reduzierter« Zellen, von »Zellrudimenten«, und es ist sehr bezeichnend, daß sich bei der Befruchtung ein Zellrudiment mit einer vollwertigen Zelle, der Eizelle, verbindet. Auf diese Unterschiede hat man übrigens vielmals hingewiesen, und selbstverständlich waren sie auch denjenigen auffallend, die sich mit der Lehre von der »Kernplasmarelation« beschäftigten. R. HERTWIG sagt z. B.,[2] daß die Sexualzellen »das interessanteste Beispiel einer Umregulierung der gewöhnlichen Kernplasmarelation« sind.

VI. Zellreduktion und Zellregeneration unter pathologischen Umständen.

Die auf SCHWANN und in letzter Reihe auf SCHLEIDEN zurückgehende Lehre von der Zellbildung aus Zellkernen hat sich bekannt-

[1] Arch. f. Zellforsch. Bd. VII. 1912.

[2] Biol. Zentralblatt. Bd. XXIII. 1903. S. 61.

lich am längsten in der Pathologie gehalten, und auch jetzt muß man daran denken, daß es unter verschiedenen abnormen Umständen in den Geweben besonders oft zur Zellreduction — bei regressiven — oder zur Zellregeneration — bei progressiven — Prozessen kommen wird. Aus der neueren Literatur kann da vielleicht auf die Grawitzsche Lehre von den »Schlummerzellen« hingewiesen werden, aus welchen, wie aus Zellrudimenten sich unter Umständen neue Zellen bilden sollten, man könnte auf die Lehre von der Entzündung überhaupt hinweisen usw. An dieser Stelle will ich nur einen neuestens beschriebenen Fall erwähnen, den ich übrigens schon bei andrer Gelegenheit in dieser Abhandlung erwähnen konnte, den ich mir aus guten Gründen schließlich doch erst für diese Stelle vorbehalten habe.

Ich verweise da auf eine neuestens erschienene Abhandlung von Trýb[1]. Der Autor beschreibt darin unter dem Namen »polymorpher« Zellkerne »nackte« Zellkerne, die ganz deutlich in die Reihe der hier besprochenen Zellrudimente gehören. Es handelt sich um einen Fall der Leukämie der Haut und die Elemente, die hier in Betracht kommen und an denen sich bei keiner Färbung die Cytoplasmaanteile nachweisen lassen, sind lymphoide Elemente, die sich offenbar aus den Gewebszellen des Unterhautgewebes und der Pars papillaris gebildet haben. Das sie enthaltende pathologische Gewebe wächst ganz deutlich, was bloß durch fortgesetzte Teilungen der »nackten« Zellkerne möglich ist.

Die Ursache dieser eigentümlichen Erscheinung erblickt der Verfasser darin, daß in der krankhaften Partie der Haut Blutgefäße verändert und undurchgängig geworden sind. Es herrscht, so meint der Autor, in dem Gewebe ein Sauerstoffmangel, und da haben sich die auf Sauerstoff besonders angewiesenen Cytoplasmaanteile der Zellen reduziert bzw. sind vollkommen geschwunden; nur die resistenteren Zellkerne sind übriggeblieben. Es handelt sich dabei um keine zugrunde gehenden Elemente, wie vielleicht ältere Autoren beim Erwähnen ähnlicher Elemente dachten, sondern die Zellkerne, die sich vermehren, halten sich längere Zeit im Gewebe, und schließlich können aus ihnen, nach der Ansicht des Verfassers, wieder neue »Zellen« regenerieren. Dies geschieht bei der Restitution des Gewebes bei dem Heilungsprozesse. Selbstverständlich muß das neue Cytoplasma dabei wieder vom Zellkern geliefert werden, denn die Reste des alten Cytoplasmas,

[1] Dermatol. Wochenschrift. Bd. LXII. 1916. Časopis českých lékařů. Bd. LV. 1916.

die sich eventuell, was nach meiner Ansicht nicht ausgeschlossen ist, vielleicht doch erhalten haben, konnten nur ganz minimal sein.

Allgemeines; Klassifikation der Plasmaarten.

Dies wäre also die Reihe von Fällen, in denen es sich nach meiner Überzeugung um Erscheinungen der »Cytoreduction« oder der »Cytoregeneration« handelt. Offenbar haben jene Erscheinungen eine viel größere Verbreitung und es würde sich vielleicht lohnen, bei künftigen Untersuchungen darauf Rücksicht zu nehmen. Viele Erscheinungen, die man bisher als Abgrenzungen von Zellen in Symplasmen und Syncytien aufgefaßt, erweisen sich vielleicht als hierher gehörig.

Die Befunde, von denen ich berichte, beweisen wieder, daß die »Zelle«, die tierische Zelle nämlich, bloß eine der verschiedenen Formen ist, in denen sich uns das Plasma im entwickelten Metazoenkörper präsentiert, wenn sie auch, wie ich davon vollkommen überzeugt bin, die ursprünglichste Form vorstellt, in der die lebende Substanz im Organismenreich auftritt. Es sollte jetzt in Anbetracht dieser und ähnlicher Befunde auch die Definition der »Zelle« anders lauten als früher. Man hat die Zelle bisher nach dem Vorgange von MAX SCHULTZE als ein Protoplasmaklümpchen definiert, in dessen Innerm sich der Zellkern befindet, doch das war bloß eine kurze Beschreibung (HEIDENHAIN). Es wäre vielleicht passender, wenn man das Genetische und das Physiologische berücksichtigend, sagen würde, die Zelle ist ein durch das Vorhandensein des Zellkernes oder mehrerer zusammenwirkender Zellkerne bzw. — Metazoenzellen — des Centriols oder eines Microcentrums, bedingtes Protoplasmaklümpchen. Anders gesagt, eine in Abhängigkeit vom Zellkern und vom Centriol bestehende Protoplasmaanhäufung, die genau so groß ist, wie es der Zustand des Zellkernes (bzw. der Zellkerne, wenn es da zwei oder mehrere gibt) zuläßt und die vielfach, wie wir oben zeigten, vom Zellkern direkt produziert wird, bzw. die ihr Entstehen der Tätigkeit des Zellkernes verdankt. Das, was ich hier sage, ist eigentlich nichts Neues. Schon in der Lehre von der »Kernplasmarelation« wird, wie HEIDENHAIN treffend bemerkt, auf etwas ähnliches hingewiesen, und nur in diesem Sinne ist nach HEIDENHAINs Aussprache die Zelle ein »Biosystem«[1]. Auch die Lehre von den Energiden kann da genannt werden. Wir wissen heute, daß der Metazoenkörper in der Regel nicht aus Ener-

[1] Vgl. HEIDENHAINs »Plasma«. Bd. I. 1907. S. 56, wo die Benützung des Namens »biologisches System« für die Zelle ganz passend eingeschränkt wird.

giden besteht, und so können wir den Namen vielleicht jetzt in einem andern Sinne, für die miteinander zusammenwirkenden Teile, Zellkern-Centriol, anwenden, welche eine Krafteinheit, eine »Energide«, für das zu ihnen gehörende Cytoplasma vorstellen. Gebilde ohne Zellkern sind keine Zellen.

Eine solche Zelle ist entweder durch Teilung einer früher bestehenden Zelle, der Mutterzelle, entstanden — dies sind die Fälle, auf die sich die Maxime »omnis cellula e cellula« eigentlich allein bezieht — oder es ist die Zelle durch Teilung einer zusammenhängenden kompakten oder gerüstartigen Protoplasmamasse, eines Symplasmas zustande gekommen, wobei die Zerteilung der früher bestehenden Masse offenbar wieder dem Einfluß der Zellkerne, vielleicht auch der Centriolen, zuzuschreiben ist, oder es ist die Zelle schließlich inmitten einer früher bestehenden Zelle, eines Syncytiums, oder eines Symplasmas, »endogen«, wie man früher sagte, entstanden.

Wenn man von den bisher besprochenen »Zellen« und von ebenfalls schon erwähnten »Syncytien« und »Symplasmen« absieht, gibt es im Metazoenkörper meistens noch verschiedene Formen des »extracellulären Protoplasmas«, wie ich es, auf Zellen, als die wichtigsten Bestandteile des Körpers hinweisend, nenne[1], von dem man annehmen muß, daß es sich von den Zellkernen und den Centriolen unabhängig entwickelt, wächst, Strukturen bildet und überhaupt lebt. Das Centriol und der Centroplasmaapparat hat auf seine Anordnung offenbar keinen Einfluß und auch seine Menge ist von der des Cytoplasmas der Zellen, die übrigens in großen extracellulären Bezirken fehlen können, unabhängig. Vielfach kann man überhaupt nicht ent-

[1] Der Name extracelluläres Protoplasma ist daher nicht ganz korrekt, doch sind die Zellen, als die ursprünglichen Gebilde, schließlich so wichtig, daß man das Nichtberücksichtigen der übrigen Teile und Massen, bei der Namengebung schon entschuldigen kann. — Ich knüpfe an dieser Stelle noch die folgende Bemerkung an, die ich in meiner letzten mit diesem Thema sich beschäftigenden Abhandlung unterlassen habe: Die Lehre vom »extracellulären Protoplasma« oder Bioplasma überhaupt, wird nach meiner Überzeugung auch die schwierige Frage nach der eigentlichen Bedeutung und der Genese der Molluskenschalen lösen. Ich kann mir ihre Anlage nicht anders vorstellen, als so, daß da das Mantelepithel zuerst ein feines Geflecht bzw. ein Gerüst von Protoplasma nach der Art einer Fibrinablagerung bildet, und in diese Schicht werden dann die eigentlichen Bausecrete eingelagert. Die Molluskenschale würde auf diese Weise außerhalb des Körpers und doch aus ursprünglich zum Mantelepithel zugehörendem Protoplasma entstehen. Ich glaube, daß ich berechtigt bin, einige Resultate der Versuche über die Regeneration der Molluskenschalen (Biedermann) in diesem Sinne zu deuten.

scheiden, welche Zellen bzw. Zellkerne zu dem extracellulären Protoplasma, eines Mesostoma z. B., in Beziehung stehen sollen.

Schließlich gibt es im Tierkörper, außer den Zellen, den Syncytien, Symplasmen usw. noch die Fibrillen verschiedener Art, die sich wieder ohne jede Rücksicht auf die obenerwähnten Organoiden bzw. auf die »Energiden« entwickeln, ordnen, fortbestehen und funktionieren. Wieder sieht man da, daß eben nur das eigentliche Cytoplasma, das ist das Cytoplasma ohne jede speziellen Differenzierungen, unter dem direkten Einflusse der Zellkerne und Centriolen steht, und vielleicht machen da bloß alte, nicht mehr entwicklungsfähige Elemente, wie es die Ganglienzellen sind, eine Ausnahme. Bei allen diesen Erscheinungen ist das »Morphoplasma« dasjenige, was sie bedingt. Jetzt muß man bedenken, daß es im Tierkörper noch verschiedene Körperflüssigkeiten, Lymphe und Blut gibt, das »Rheoplasma«, wie ich es einmal[1] benannt habe. Auch diese Substanzen, die wohl ebenfalls gewisse Lebenserscheinungen zeigen und überhaupt leben, darf man nicht unterschätzen und man könnte sie vielleicht von dem andern Teile des Protoplasmas, dem »Hyaloplasma«, ableiten.

Noch weitere Betrachtungen kann man hier vielleicht anknüpfen. An einer Reihe von Fällen konnte ich oben demonstrieren, daß der Zellkern bei verschiedener Gelegenheit im Gewebe allein bzw. fast allein bleiben kann, daß er sich so längere Zeit erhält, sogar auch vermehrt und daß er, unter Mithilfe des Centriols und später unter Teilnahme des ganzen Sphärenapparates, wieder bloß aus sich das Cytoplasma der Zelle regenerieren kann. Man muß daraus schließen, daß der Zellkern die im gewissen Sinne wichtigste Plasmaart der Zelle und des ganzen Metazoenorganismus enthält, wenn sich die Zelle auf ihn bzw. fast nur auf ihn reduzieren kann. Wenn man die Gewebe eines Metazoon, eines Wirbeltieres z. B., ohne jedes Vorurteil an einem mit Kernfarbstoffen gefärbten Präparate betrachtet, muß man überhaupt einsehen, daß die stets wiederkehrenden scharf begrenzten Zellkerne viel eher die Formbestandteile der Gewebe sind, als die in so zahlreichen Fällen fehlenden oder nicht zur Entwicklung kommenden Zellen. Jedenfalls sind auch die Zellkerne bei weitem nicht in jedem Falle schematisch ausgebildet, man weiß, daß sogar auch ihr Chromatin in den Zellkörper — in Ganglienzellen z. B. — als Tigroid übergehen kann, doch immer erhalten sich auch da — in Metazoengeweben wenigstens, anders kann es bei Protisten sein — die Zellkerne.

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 227.

Bei einer derartigen Betrachtung der Zellkerne muß man jedenfalls bedenken, daß der Zellkern, so wichtig er auch ist, nicht die Fähigkeit besitzt, eine große Reihe von Funktionen auszuüben, die für den Organismus bzw. dessen lebende Substanz charakteristisch sind. Einen Organismus, der bloß aus Kernsubstanz bestehen würde, kann man sich als ein Metazoon überhaupt nicht vorstellen, gut dagegen kann man sich eine derartige Spore, ein Spermatozoon, oder, wie ich oben zeigte, eine knospenartige Organanlage vorstellen, die, wenn nicht allein, so doch fast ausschließlich aus Kernplasma besteht, und der die Rudimente des Cytoplasmas mit einigen Organoiden bloß deshalb beigegeben zu sein scheinen, damit sich die Substanz wieder in vollwertige Zellen, Syncytien, Symplasmen usw. umbilden bzw. solche wieder aus sich zu »regenerieren« vermag. Ganz anders verhält sich da das »extranucleäre« Protoplasma, das »Cytoplasma« zum Beispiel. Diese Art des Bioplasmas kann wieder, wie wir wissen, die verschiedensten Funktionen der lebenden Substanz in reichster Auswahl besorgen, und sie ist das eigentliche Arbeitsplasma, zusammen jedenfalls mit einigen Differenzierungen, die ich hier nicht nenne. Es kann als »extracelluläres« Protoplasma ohne direkte Mithilfe des Zellkernes weiter wachsen und »funktionelle Strukturen«, »Biostrukturen« verschiedenster Art bauen, die der Zellkern bekanntlich nicht fähig ist zu bilden. Ein Rückgang zu der primitiveren Plasmaart ist in der Regel nicht möglich, und ganz ausgeschlossen ist es, daß sich ein Metazoon durch bloß das Cytoplasma enthaltende Elemente oder durch derartige Knospen fortpflanzen und erhalten könnte. Nur vom Zellkern, dessen Caryoplasma nach meiner Überzeugung eine Art »Keimplasma« ist, und ein, wie ich mich damals ausgedrückt habe[1], »produktives Leben« führt, kann wieder das »volle« oder »aktive« Leben ausgehen. Jedenfalls ist auch das Centriol da und auch andre Organoide gibt es da, die zu dem Zellkern in irgend welchen, heute noch wenig bekannten, Beziehungen stehen und wohl nur ausnahmsweise fehlen. Gerade auf das Centriol legte ich oben großen Nachdruck, doch man kann nicht annehmen, daß dieses winzige Körperchen gerade auf die Plasmaneubildung einen direkten Einfluß haben könnte. Es handelt sich dabei, wie ich schon anfangs sagte, bloß um den Ausdruck einer das von anderswoher stammende Plasma ordnenden eigentümlichen »Kraft«, um das Centrum einer Kraftwirkung, die das Plasma aber auch die Produkte des Plasmas und des Zellkernes so, wie Centrifugalkraft auf alle Seiten ver-

[1] Anat. Anzeiger. Bd. XLVII. 1914. S. 399.

teilt, das sich somit nicht bloß bei der Mitose, sondern auch — wenn auch nicht in jedem Falle (?) beim Wachstum und der Tätigkeit der Zellen geltend macht[1]. Es verteilt das neuentstandene Protoplasma, Secrete, Dotter, Tigroidsubstanz usw. mit der Hilfe des cyclisch in seiner Umgebung entstehenden und sich erneuernden, manchmal wie explodierenden Centroplasmas, welches sich schließlich, wie ich oben sagte, in das Endoplasma einer diplasmatisch werdenden Zelle verwandeln kann. Bei den höheren Pflanzen fehlt das Centriol bekanntlich vollkommen, und auch dies beweist, daß es bloß die hier angedeutete Funktion haben kann und daß sich auch ohne seine Mithilfe, wie man es ja oft bei Tieren beobachtet, das Plasma ordnen kann. In dem genannten Falle ist offenbar der Zellkern das einzige Organoid, das das Cytoplasma beherrscht.

Im Anschluß an die vorangehende Betrachtung erlaube ich mir jetzt noch einige die Nomenklatur der verschiedenen Arten des »Bioplasmas« betreffende Vorschläge[2]:

Man bezeichnet das »Bioplasma« des Zellkernes in der Regel mit dem Namen »Caryoplasma« und man vereint diesen Begriff zusammen mit dem des »Cytoplasmas« zu dem Begriffe des »Protoplasmas«, der lebenden bzw. Leben tragenden Substanz. Die Termini Caryoplasma und Cytoplasma haben sich nach dem Vorgange von STRASBURGER in den letzten Dezennien allgemein eingebürgert und haben die frühere Anwendung des Namens »Protoplasma« für das außerhalb des Zellkernes in einer Zelle vorhandene Bioplasma verdrängt. Ich selbst habe die Namen immer in diesem Sinne angewendet, doch ich sehe jetzt ein, daß es vielleicht doch vorteilhafter wäre, andre Namen bzw. Begriffe einzuführen.

Wie wir davon unlängst gesprochen haben, und wie es ein jeder einsehen muß, ist das Bioplasma des Zellkernes, »Caryoplasma« nach STRASBURGER, kein fertiges Protoplasma, das sich als solches an der Ausübung der verschiedenen Funktionen, deren die lebende Substanz

---

[1] Man vergleiche die hier ausgesprochenen Ansichten über die Rolle des Centriols damit, was über dieses Thema VEJDOVSKÝ und MRÁZEK (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXII. 1903) schreiben.

[2] Ich habe ehemals (Anat. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 234) vorgeschlagen, den Namen »Bioplasma« als Gegensatz zu dem Namen »Tectoplasma« (»Bauplasma«) anzunehmen. Diesen Vorschlag nehme ich jetzt zurück. Es wäre wirklich schade, den guten, von BEALE (1872) seinerzeit eingeführten Namen in einer solchen Einschränkung bloß auf eine Art des Plasmas anzuwenden. In jenen Fällen, in denen es notwendig ist, kann man im Gegensatz zu »Bauplasma« vom »aktiven Bioplasma« sprechen. Auch BOTAZZI spricht neuestens vom »Bioplasma«.

fähig ist, direkt beteiligen könnte, und fähig wäre, mit der Außenwelt in Beziehungen zu treten. Es ist das eine primitive Substanz im Zustande der Vorbereitung, im gewissen Sinne eine »Keimsubstanz«, um an dieser Stelle den alten Ausdruck Beales (1862, »Germinal matter«) richtig anzuwenden. Der ganze Zellkern mit seinen einzelnen »Strukturen« ist nichts andres als ein chemisches Laboratorium, in dem verschiedene »Prosecrete« vorbereitet werden und von wo aus sie erst dem sie weiter verwertenden Cytoplasma übergeben werden, ein Laboratorium, das offenbar, so wird es ja aus guten Gründen angenommen, dauernd auf das Leben des Zellplasmas Einfluß hat. Von dem Zellkerne kann, wie wir sagten, auch neues Protoplasma und damit neues »volles« Leben hervorgehen, und darin besteht wohl auch seine Aufgabe. Erst dieses, das »extranucleäre« Protoplasma kann, wie wir unlängst sagten, das Leben zur vollen Entfaltung bringen. Jedenfalls enthält auch das Cytoplasma viel unfertige Stoffe, darunter solche, die es direkt vom Zellkern erhalten hat, doch dies hat schon geringere Bedeutung. Im allgemeinen wäre es vielleicht nicht verfehlt, wenn wir jenes nicht fertige Protoplasma bzw. jene Keimsubstanz mit dem Namen »Proplasma« bezeichnen würden, dann könnte man den Namen »Protoplasma« für das extranucleäre Plasma reservieren, für welches es ja — Pflanzenzellen — eigentlich zuerst (Mohl, 1845) eingeführt wurde. Im Tierkörper ist dieses Plasma, wie wir wissen, nicht bloß als Cytoplasma vorhanden, und ich habe schon einmal darauf hingewiesen, daß der Name »Cytoplasma« zum Bezeichnen des gesamten extranucleären Plasmas nicht ausreicht, und wollte den Namen »Somatoplasma« dafür vorschlagen[1]. Das »Protoplasma« bildet also, um das Gesagte nochmals zu rekapitulieren, als »Cytoplasma zusammen mit dem Zellkern die unter dem Namen der »Zellen« bekannten »Biosysteme« — den Namen »Cytoplasma« kann man auch für das Plasma der Syncytien und Symplasmen anwenden — daneben beteiligt es sich als »extracelluläres Protoplasma« am Aufbau verschiedener Gewebe und besorgt solche Aufgaben, zu deren Besorgen die Form bzw. die Zusammensetzung aus Zellen nicht notwendig ist. Das »Proplasma« und das »Protoplasma« wären also die ursprünglichen Formen des »Bioplasmas«.

Nun bleibt das Protoplasma nicht immer einfach. Zum Zwecke verschiedener Funktionen bildet es durch verschieden weit gehende Umbildung seiner Substanz, nicht durch Ausscheidung, verschiedene

[1] Gegen den man übrigens einwenden könnte, daß er bereits in einem andern Sinne in der Biologie angewendet wird. (Anat. Anz. Bd. XXXIX, 1911, S. 227.)

»paraplasmatische« Substanzen, »paraplasmatische« Organula und Organoide. Das Bioplasma, um welches es sich jetzt handelt, ist ein »Paraplasma« nach KUPFFER (1896) und nach REINKE[1], welches die »Fibrillen« verschiedener Art baut. Es handelt sich entweder um eine dem Protoplasma ganz nahe stehende und wohl bloß durch Verdichtung dessen Morphoplasmas entstehende Plasmaart, es kann aber chemisch auch so weit verändert werden, daß es sich schließlich vom Protoplasma ganz auffallend unterscheidet, obzwar man am Anfang der ganzen Reihe nicht sagen konnte, wie es sich vom eigentlichen Protoplasma unterscheidet. Außer der chemischen Umwandlung spielen Imprägnationen mit Bausecreten in einzelnen Fällen eine wichtige Rolle.

Diese »paraplasmatischen« Fibrillen kommen in Zellen, Syncytien, Symplasmen und schließlich extracellulär vor und repräsentieren sich neben den Zellen vielfach ebenfalls als »Elementarbestandteile« der Gewebe, »Biostrukturen«, wie man sie anders, im Unterschied zu den »Biosystemen«, den Zellen, bezeichnen kann. Auch diese Gebilde, Myofibrillen so gut wie Bindegewebsfibrillen, werden nicht als passive Plasmaprodukte durch dessen »formative Tätigkeit« gebildet, sondern entstehen durch aktive Umbildung des Plasmas, und alle von ihnen leben mit eigenem Leben. — Schließlich gibt es noch die verschiedenen »deutoplasmatischen« bzw. »metaplasmatischen« Substanzen (das »Deutoplasma« VAN BENEDEN bzw. das »Metaplasma« v. HANSTEINS). Erst diese sind Produkte des Plasmas. Von ihnen sind die unlängst erwähnten Bausecrete die wichtigsten.

Abgesehen von dem Unterschiede des Zellplasmas und des extracellulären Protoplasmas, weiter jenem des Protoplasmas und Paraplasmas, muß man schließlich noch auf den Unterschied des »Endoplasmas« oder des »Protoplasmas im engeren Sinne des Wortes« und des »Exoplasmas« (»Ectoplasmas«) Rücksicht nehmen. Das den Zellkern immer unmittelbar umgebende Endoplasma ist entschieden primitiver. Es enthält das Centriol, die Plastosomen, den Apparato reticolare usw. der Zelle, das meist homogene, festere, starre Exoplasma ist dagegen ein sekundär verändertes verdichtetes Plasma, doch es gibt auch Fälle, in denen es im Gegenteil weich ist, so z. B. das verschleimte Exoplasma der Schleimgewebe — es handelt sich da also auch um chemische Umwandlungen der Plasmasubstanz. — Es wäre nach meiner privaten Ansicht das einfachste, wenn man für diese zwei nacheinander folgende Plasmaarten die Namen »Protoplasma« und »Deuto-

---

[1] 1901, »Allgemeine Anatomie«.

plasma« oder die Namen »Protoplasma« und »Metaplasma« anwenden könnte, doch hat dies seine Schwierigkeiten. Der Name »Deutoplasma« wird bekanntlich schon in einem ganz andern Sinne in der Plasmatologie angewendet und unter dem Namen »Metaplasma« (v. HANSTEIN) verstehen die Botaniker dasselbe, was die Zoologen unter dem ersteren Namen, und dazu wird der Name neuestens von HEIDENHAIN in einem ganz andern Sinne angewendet[1]. Schließlich könnte man vielleicht die Namen so wählen, daß man von »Protoplasma« und von »Exoplasma« als jenen zwei nacheinander folgenden Plasmaarten sprechen würde. Es würde dies zwar eine Änderung der alten HAECKELschen Nomenklatur bedeuten, doch eine so kleine, daß sich die beiden Namen sogar auch in der Protozoologie, wenigstens promiscue mit den bisherigen, anwenden ließen[2]. Man würde sich auf diese Weise wieder dem ursprünglichen Begriffe eines »Protoplasmas«, jenem von MOHL, nähern, und man würde so der Verlegenheit entgehen, in die man sehr häufig gelangt und aus der man sich immer durch die Bemerkung helfen muß, das »Endoplasma« entspräche dem ursprünglichen Protoplasma, das vor dem Entstehen des Exoplasmas vorhanden war und es sei das überhaupt ein »Protoplasma sensu str.«. Auch den Namen »Somatoplasma«, den ich unlängst vorgeschlagen habe, um einen für das Celluläre und das Extracelluläre zusammen passenden Namen zu erhalten, braucht man jetzt nicht. Wir hätten also das ursprüngliche »Protoplasma« und das sekundäre »Exoplasma« (bzw. im fertigen Gewebe das »Bauplasma«), und dieses letztere bildet dann zusammen mit den paraplasmatischen »Baufibrillen« und den beides durchtränkenden »Bausecreten« eine »Bausubstanz«[3].

Überblickt man jetzt das hier Gesagte, so sieht man, daß sich die Entwicklung des »Bioplasmas« in der Reihe: 1. Proplasma, 2. Protoplasma, 3. a) Paraplasma, oder 3. b) Exoplasma oder beides kombiniert, bewegt, und man kann dazu bemerken, daß diese Reihe allem Anscheine nach im großen und ganzen nicht umkehrbar ist. Dies ist die Grundansicht der Umwandlungslehre, die ich mir seit 1902 aus-

[1] Vgl. »Plasma und Zelle«. Bd. I. 1907. S. 47. HEIDENHAIN bezeichnet als »Metaplasma« eigentlich die ganze Grund- bzw. Cuticularsubstanz, so wie sie ist, also dasjenige, was ich als Komplex von Exoplasma, Baufibrillen und Bausecreten betrachte. Vgl. auch meine Abhandlung »Exoplasma oder Metaplasma?« in Sitzungsber. der Kgl. Ges. der Wiss. Prag. 1907. Den Namen »Metaplasma« wendet in dem letzteren Sinne auch KASSOWITZ (Allgem. Biologie 1901) an.

[2] Man könnte jedoch in gewissen Fällen auch später von »Endoplasma«, »Endoplasmazellen« usw. sprechen.

[3] Vgl. Anat. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1911. S. 236.

gearbeitet habe, und schließlich sind es Ansichten, die sich mit denen der meisten heutigen Biologen decken. Für unmöglich halte ich, und hierin wird mir wohl ein jeder beistimmen, daß sich aus fertigem, typischem Protoplasma wieder das Proplasma eines Zellkernes, aus extracellulärem Protoplasma wieder eine Zelle mit Zellkern bildet, daß sogar eine fertige Grundsubstanz Zellkerne und Zellen produziert, wie es die alte Lehre von Stricker angenommen hat.

Trotzdem darf man nicht in Abrede stellen, daß es in einzelnen Fällen, solange sich nämlich die einzelnen Plasmaarten nicht zu weit voneinander entfernt haben, wirklich zu einer Rückkehr in den primitiveren Zustand kommen könnte. Primitivere Formen der Fibrillen und das einfache Exoplasma können sich wohl ohne weiteres zurück in das weiche Protoplasma verwandeln, wie ich es selbst in einem Falle beobachtete und sogar auch von den einfacheren Formen der Bindegewebsfibrillen könnte man es annehmen, ob auch von collagenen Fasern, welche nach der von Ranke neuestens[1] ausgesprochenen Ansicht wieder desimprägniert werden können, wird erst die Zukunft lehren. Bisher nahm man von den collagenen, den elastischen Fasern und den fertigen Bausubstanzen bloß so viel an, daß sie aufgelöst werden können, wobei es sich bloß um Anwendung der Moleküle zum Wiederaufbau des Protoplasmas handelt. Schwieriger ist die Frage mit Rücksicht auf den Zellkern. Man kann sich wohl leicht vorstellen, daß sich das primitivste, vielleicht unlängst gebildete Protoplasma wieder zurück in Proplasma umwandeln und in den Bereich des Zellkernes übergehen kann — das wird ja vielfach von der Lehre vom Gleichgewicht in der Zelle, der Lehre von der »Kernplasmarelation«, wie sie heißt, angenommen[2] — aber man kann sich nicht vorstellen, daß sich aus Cytoplasma wieder Chromatin bildet. Etwas andres ist, und so was kommt wohl hie und da bei Protozoen vor, daß sich das aus Zellkern herausgetretene Chromatin wieder zu einem Zellkern ordnet, doch hier handelt es sich nicht um eine Rückverwandlung. Růžička, der die Ansicht ausgesprochen hat, daß sich das Plasma beliebig verwandeln kann, hat eine Reihe hierher gehörender Fälle zusammengestellt[3] und macht auf diese Prozesse besonders aufmerksam; er hält, als Schüler der Strickerschen Schule, sogar das Entstehen

[1] Sitzungsber. d. Akad. Heidelberg. 1914. S. 10.

[2] Vgl. z. B. eine neuere Arbeit von Godlewski im Anzeiger der Akad. d. Wiss. Krakau, 1908, die von der Rückverwandlung des Cytoplasmas in Kernplasma handelt.

[3] Ergebnisse d. Anat. u. Entwsgesch. Bd. XVI. 1906. Arch. f. Entwmech. XXI. 1906.

des Zellkernes aus einer Grundsubstanz für möglich. Die Umwandlungen, um die es sich dabei handelt, sind vor allem chemischer Natur und das Morphologische ist bloß deshalb wichtig, da es für uns das Auffallendste ist. Statt vom »morphologischen Metabolismus« wird man daher besser und einfacher bloß von »Plasmaumwandlungen« sprechen.

Die von mir in dieser Abhandlung und in den früheren seit dem Jahre 1902 verteidigte »Umwandlungslehre« ist nur eine weitere Ausarbeitung der früheren Lehren dieser Art; und die Umwandlungslehre ist schließlich so alt wie die Protoplasmalehre überhaupt. Die erste Protoplasmalehre, die MAX SCHULTZE 1861 in seinem berühmten Artikel im Archiv für Anatomie und Physiologie aufstellte, war eine Lehre dieser Art. MAX SCHULTZE legte damals darauf Nachdruck, daß sich im ganzen Tierkörper überall Protoplasma befindet und daß sich da neben den Zellen und den nicht deutlich in Zellen differenzierten Geweben — auch diese kannte er ja schon — auch verschiedene Arten von Fibrillen, Myo- und Bindegewebsfibrillen befinden. Diese entstehen, wie er da sagt, durch Plasmaumbildung. Erst später modifizierte SCHULTZE diese seine richtige Ansicht und hat die Theorie von der »formativen Tätigkeit« des Protoplasmas, welche die Fibrillen mit den Secreten in eine Reihe stellt, begründet[1]. Auf Grundsubstanzen hat SCHULTZE wenig Nachdruck gelegt und da ist wieder die Umwandlungslehre seines Zeitgenossen BEALE zu nennen[2]. Nach BEALE sollte man im Körper eine »Keimsubstanz« und eine »geformte Substanz« unterscheiden. Unter dem ersteren Namen versteht der Verfasser im allgemeinen das Cytoplasma (doch manchmal bloß den Zellkern!), und es soll sich da um die eigentliche Trägerin des Lebens handeln. Die geformte Substanz, zu der vor allem die Grundsubstanzen, aber auch die kontraktile Muskelsubstanz gerechnet werden, entsteht durch Umwandlung der Keimsubstanz und befindet sich immer in Abhängigkeit von ihr. HEITZMANNS Umwandlungslehre[3] nimmt die Existenz eines allgemein verbreiteten Protoplasmagerüstes in allen Geweben an, das sich verschieden verwandeln kann und sie legt ganz richtig auf die Einheit des Tierkörpers Nachdruck. Sie ist darin unrichtig, daß sie die Grundsubstanzen für bloße Ablagerungen in den Lücken jenes Gerüstes hält. Von neueren Autoren nenne ich vor allen REINKE[4].

---

[1] Vgl. BOLL, Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1871.

[2] Vgl. »Die Struktur d. einf. Gewebe d. menschl. Körpers«. Übers. v. CARUS. Leipzig 1862.

[3] »Mikr. Anatomie des Tierkörpers«. Wien 1883.

[4] »Allgemeine Anatomie«. Wiesbaden 1901.

Reinke, dessen Ansichten sich schon unter dem Einflusse der Hansenschen Exoplasmalehre entwickelt haben, unterscheidet neben dem Caryoplasma zwei Schichten des Cytoplasmas, eine »Mark-« und »Rindensubstanz«, und im Anschluß an Kupffer (1896) hält er die »paraplasmatischen« Plasma-, Neuro-, Myofibrillen direkt, die Bindegewebsfibrillen dem Ursprung nach, für Protoplasmastrukturen. Hier schließt sich meine Lehre an.

Brünn, im Juli 1916.

(In kürzerer Fassung wurde der Inhalt der Einleitung und der Kapitel I A, II, III und IV in der Zeitschrift »Biologické listy«, Jg. III, 1914, S. 148—159, veröffentlicht.)

Tabellarische Übersicht neuerer Klassifikationen tierischer Substanzen.

Nach Reinke, 1901:

A. Protoplasma.
- 1. Karyoplasma.
- 2. Cytoplasma.
  - a. Rindensubstanz.
  - b. Marksubstanz.

paraplasmat. Substanz.

B. Grundsubstanz, Cuticularsubstanz.

Nach Heidenhain 1907:

A. Protoplasma.
- 1. Karyoplasma.
- 2. Cytoplasma.
  - Tono-, Myo- u. Neurofibrillen.

B. Metaplasma.
- Bindegewebsfibrillen.

Nach Studnička, 1911, 1911b:

A. Protoplasma.
- I. Karyoplasma.
- II. Somato- (Cyto-) Plasma.
  - { a. Cytoplasma. / b. Extracelluläres Protoplasma.
  - { a. Endoplasma. / b. Exoplasma (bzw. Bauplasma).
- III. Paraplasma.

B. Die Rheoplasmen.

C. Metaplasmatische (deutoplasmatische) Substanzen.

Neuer Vorschlag (1916):

A. Bioplasma.
- I. Proplasma (Karyoplasma).
- II. Protoplasma.
  - a. Cytoplasma (Cytoprotoplasma).
  - b. Extracelluläres Protoplasma.
- III. Exoplasma.
  - a. Autexoplasma (Cytoexoplasma).
  - b. Synexoplasma (hierher das extracelluläre Exoplasma).
- IV. Paraplasma. ←« III. Exoplasma.
- V. Rheoplasma.

B. Metaplasmatische (deutoplasmatische) Substanzen.

Bestandteile der Bausubstanzen:

Nach Studnička 1911:	Neuer Vorschlag 1916:
Somatoplasma (Exoplasma bzw. Bauplasma).	Exoplasma (bzw. Bauplasma). { a. Autexoplasma. b. Synexoplasma.
Paraplasma (Baufibrillen).	Paraplasma (Baufibrillen).
Metaplasmatische Substanzen (Bausecrete).	Metaplasmatische Substanzen (Bausecrete).

Der Thorax von Dixippus morosus (Carausius).

(Nebst einigen Angaben über Wachstum und Wachstumskorrelationen.)

Von

Lucie Jeziorski.

(Aus dem Zoologischen Institut in Göttingen.)

Erster Teil.

Der Thorax von Dixippus morosus (Carausius).

(Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Insektenkörpers.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafeln XVII—XIX.

A. Einführung in das Thema.

Die Bearbeitung des Thorax von *Dixippus morosus* soll ein Beitrag sein zum Ausbau einer vergleichenden Anatomie der Insekten. Voss hat in seinen Arbeiten »Über den Thorax von *Gryllus domesticus*« 1905 und 1912 »eine ausgezeichnete Vergleichungsgrundlage für die Organisationseinheit des Skeletts und der Muskulatur der Insekten an einem sehr geeigneten Vertreter primitiver Organisationszustände geschaffen«. Mit dem Entwurf einer allgemein anwendbaren schematischen Darstellung der Muskulatur, der Durchführung einer einfachen, einheitlichen, topographischen Nomenklatur, der Einteilung der Muskeln in Kategorien auf morpho-kinematischer Grundlage sind die Grundbedingungen für weitere vergleichend-anatomische Untersuchungen gegeben. Die schematische Darstellung der Muskulatur in ihrem ersten Entwurf 1905 (1912 weiter ausgebaut) ist bereits von Dürken »Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden« 1907 und Berlese »Gli Insetti« 1909 übernommen und angewandt worden und konnte auch bei *Dixippus morosus* durchgeführt werden. Die topographische Bezeichnung ist in analoger Weise benutzt worden. Die physiologische Benennung wurde an zweiter Stelle hinzugefügt. Die typischen Kategorien finden sich bei *Dixippus* wieder. Abweichungen, wie sie durch die besondere Entwicklung der vorliegenden, abgeleiteten, spezialisierten Form gegegeben sind, beeinträchtigen die Durchführbarkeit des Schemas nicht.

Der Zweck der Bearbeitung des Thorax von *Dixippus morosus* ist eine anatomische Beschreibung von Skelett und Muskulatur, verbunden mit einer Deutung ihrer morpho-kinematischen Wechselbeziehung zueinander unter den Hauptgesichtspunkten: Welche Befunde in Skelett und Muskulatur zeigen den Charakter eines primär pterygoten Insekts? Welche Befunde sind auf den sekundären Verlust von Flügeln zurückzuführen? Die Fragestellung fußt auf der Annahme, daß die Phasmide *Dixippus morosus* ein primär pterygotes Insekt ist. Die Resultate aller Insektenforscher stimmen darin überein, daß die Flügel zu den typischen Charakteren eines Insekts gehören, und Flügellosigkeit stets eine sekundäre Erscheinung ist. Neuerdings wird sogar die Anschauung vertreten, daß die Apterogenea, die als wahrscheinlich primär flügellos galten, ihre Flügel auch erst sekundär eingebüßt haben sollen. Die Entwicklungsgeschichte liefert den einwandfreien Beweis, daß »kein Tier in der nachembryonalen Metamorphose die phylogenetische Entwicklung der Flügel rekapituliert«. Bei *Gryllus domesticus* sind die Flügelanlagen embryonal vorhanden; sie entwickeln sich nachher nur quantitativ (Voss 1912).

Bei Orthopteren bestehen bei nahe verwandten Formenreihen alle Übergänge von flügellosen Tieren zu solchen mit mehr oder minder ausgebildeten Flügeln nebeneinander, z. B. bei Forficuliden, Blattiden, Grylliden, Locustiden, Acridiern, Mantiden und auch bei den hier zunächst in Frage kommenden Phasmiden. Einmal bilden die flügellosen Formen in allen Familien die Ausnahme. Dann weisen selbst Tiere derselben Art Differenzierungen auf in der Ausbildung der Flügel. *Parallelus*, ein Acridier, zeigt nicht nur in den verschiedenen Geschlechtern verschiedene Ausbildung der Flügel, auch innerhalb desselben Geschlechts ist die Länge der Flügel sehr variabel. Graber (Nachembryonale Entwicklung und die Cuticula der Geradflügler) stellt von Locustiden und Acridiern fest, daß ein und dieselbe Species z. B. *Platycleis brevipennis* »bald mit vollkommen entwickelten, bald mit rudimentären Flugorganen auftritt«. Karny (Flugorgane bei den Orthopteren) weist auf die bei einer Reihe von Heuschreckengenera bekannte Tatsache hin, daß sich neben vollgeflügelten Formen, Formen mit Flügelreduktion und flügellose Formen finden, die aus den geflügelten Formen abzuleiten sind. Bei *Saga*, verschiedenen Decticidengenera ist eine Reduktion der Flugorgane bis zu völlig oder nahezu apteren Formen nachzuweisen. Er erwähnt weiter auch die Flügelverhältnisse der Decticidengattung *Platycleis* und gibt ein treffendes Bild von der fortschreitenden Reduktion der Flugorgane, die, ausgehend von der lang-

flügeligen *grisea*-Gruppe, über die *tesselata*-Gruppe zur kurzflügeligen *brachyptera-modesta*-Gruppe hinleitet. Ferner findet sich bei *Podisma pedestris* eine Rückbildung der Flugorgane bis zur funktionslosen kleinen Schuppe.

Dixippus morosus repräsentiert wie alle Phasmiden eine abgeleitete spezialisierte Form der Orthopteren. Deshalb bietet die Vosssche Bearbeitung der Hausgrille mit ihrer »primären Organisation in morphologischer und mechanischer Beziehung« eine ausgezeichnete Vergleichungsgrundlage für die bei *Dixippus* konstatierten Tatsachen.

Die Darstellung umfaßt nicht nur die drei Thoracalsegmente, sondern auch einerseits das erste Abdominalsegment, da es mit dem Metathorax fest verschmolzen ist und die folgenden frei begrenzten normalen Abnominalsegmente zur Vergleichung mit dem Thorax, sowie anderseits auch das Segment der zweiten Maxille, die Halshaut, als Ergänzung. Ausführliche Angaben über die Literatur betreffend Skelett und Muskulatur der Insekten finden sich in erschöpfender Übersicht in den Werken von Voss und Berlese, die eine gewisse abschließende Zusammenstellung und Würdigung des diesbezüglichen Abschnittes der Insektenforschung bedeuten. Deshalb beschränke ich mich im Literaturverzeichnis auf die Aufzählung der später publizierten Arbeiten, sowie auf die spezielle, in meiner Arbeit in Betracht kommende Literatur.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Ehlers, der mir die Anregung zu vorliegender Arbeit gab, spreche ich für das stets bewiesene gütige Interesse und die wertvollen Ratschläge meinen ergebensten Dank aus. Ebenso fühle ich mich Herrn Dr. Voss zu großem Dank verpflichtet, dem ich auch an dieser Stelle Ausdruck verleihen möchte.

B. Material und Technik.

Zur Untersuchung wurden ausgebildete Tiere weiblichen Geschlechts benutzt, die mir reichlich zur Verfügung standen aus der Zucht, die in unserm Zoologischen Institute ständig unterhalten wird. *Dixippus morosus* ist sehr leicht zu ziehen, nicht sehr wählerisch im Futter, wenn auch frische zarte Blätter der Rosaceen bevorzugt werden, und pflanzt sich parthenogenetisch sehr zahlreich fort. Ein männliches Exemplar ist während der ganzen Dauer meiner Untersuchungen nicht aufgetreten. Daraus ist allerdings nicht der Schluß zu ziehen, daß Männchen in der Gefangenschaft überhaupt nicht vorkommen, ein

einzelnes männliches Tier ist früher schon einmal in unsrer Zucht beobachtet worden. Doch hat die ständige parthenogenetische Fortpflanzung (ich habe Tiere aus vier verschiedenen Generationen beobachtet und untersucht, nachdem die Zucht schon mehrere Jahre alt war) keinen sichtlichen nachteiligen Einfluß auf lebenskräftige Entwicklung ausgeübt. Im Gegensatz dazu stellt GODELMANN in Übereinstimmung mit den Beobachtungen andrer für *Bacillus rossii* eine sehr nahe verwandte Form, mit der *Dixippus* sonst große Übereinstimmung zeigt, fest, daß die dritte parthenogenetische Generation nicht mehr so lebenskräftig war und eine Begattung notwendig erschien.

Um das Skelett zu untersuchen, wurden die Tiere mit Äther getötet, an einer Seite der Länge nach aufgeschnitten und in etwa 30%ige, mäßig erwärmte Kalilauge gelegt, so lange, bis sämtliche Weichteile zersetzt waren. Das so erhaltene Chitinskelett wurde, nachdem es sorgfältig mit destilliertem Wasser ausgewaschen war, mehrere Tage mit Holzessig gefärbt und dann in einer flachen Glasschale in 80%igem Alkohol aufbewahrt. Die Färbemethode mit Holzessig ergab vorzügliche Differenzierungen der verschiedenen skelettalen Gebilde. Die Untersuchung geschah mit dem ZEISSschen Präpariermikroskop. In der mit Alkohol gefüllten Glasschale flottierten die mit Holzessig gefärbten Chitinhäute frei herum und konnten mit feinen Pinzetten und Präpariernadeln nach allen Richtungen hin gewendet, geprüft und in ihre einzelnen Teile zerlegt werden. Die Photographien wurden nach Skeletthäuten gemacht, die sorgfältig auf einem Objektträger ausgebreitet in Kanadabalsam eingeschlossen wurden. Es sind einfache Negative, hergestellt, indem die Präparate mit dem WINKELschen Projektionsapparat wenige Sekunden auf lichtempfindliches Papier projiziert wurden.

Zur anatomischen Untersuchung der Muskulatur, die makroskopisch mit Hilfe des ZEISSschen Präpariermikroskops stattfand, wurden die Tiere in folgender Weise vorbereitet: Die mit Äther betäubten Exemplare wurden seitlich der Länge nach aufgeschnitten und einige Tage in 96%igem Alkohol, der mit Pikrinsäure intensiv gelb gefärbt war, aufbewahrt. Dadurch wurden einmal die Muskeln differenziert und gehärtet, dann auch so gefärbt, daß sie sich von dem dunkelbraunen Chitin gut abhoben. Diese Kontraste erleichterten das Präparieren sehr, weshalb ich auch nach Möglichkeit Tiere mit möglichst dunkel pigmentierter Cuticula verwendete. Die im Pikrinalkohol genügend gehärteten Tiere wurden in flache Präparierschalen gebracht, die mit flüssigem Paraffin gefüllt waren. Mit Nadeln wurde das in

Paraffin getauchte Tier so lange festgehalten, bis das Paraffin erkaltete. Auf diese Weise war es gut fixiert und die Präparation konnte unter Alkohol ausgeführt werden.

Gegen Ende meiner Untersuchungen hatte ich Mangel an ausgewachsenen Exemplaren und erhielt solche von Herrn Dr. HEINROTH aus dem Berliner Aquarium liebenswürdigst überlassen. Die Präparation dieser Tiere ergab das eigentümliche Resultat, daß neben Tieren, deren Muskulatur vollkommen mit denen der Zucht des Göttinger Zoologischen Instituts übereinstimmte, eine Reihe von Tieren den einen oder andern abweichenden Muskel zeigte. Dies wird an passender Stelle berücksichtigt. VOSS bemerkt auch von *Gryllus* ein unregelmäßiges Auftreten von Muskeln, die in »historischem« Sinne von großem morphologischen Werte sind.

I. Das Skelett.

Allgemeines über das Skelett und die Segmentierung von *Dixippus morosus* findet sich bei BRUNNER und REDTENBACHER: »Die Insektenfamilie der Phasmiden« (1908).

1. Beschreibung des Thorax und der angrenzenden Bezirke.

a. Die Halshaut.

(Taf. XVII, Fig. 2 *H*.)

Nachdem die morphologische Deutung der Halshaut (Mikrothorax VERHÖFF 1902, SNODGRASS 1909, Collum BERLESE 1909, Cervicum CRAMPTON 1908) als vielumstrittene Frage, die verschiedensten Auslegungen erfahren hatte, kam VOSS durch seine Untersuchungen der Muskulatur von *Gryllus* zu dem Resultat, daß der »Mikrothorax« ein Kopfsegment ist und zwar das Segment der zweiten Maxille, dessen vorderer oder episternaler Teil in der Kopfkapsel enthalten ist, dessen hinterer oder epimeraler Teil die weichhäutige, faltenreiche Verbindung des Thorax mit dem Kopf herstellt. Da es also damit erwiesen ist, daß die Halshaut kein viertes thoracales Segment ist, gehört sie eigentlich nicht mehr in den Rahmen dieser Arbeit hinein. Der Vollständigkeit halber sei nur kurz die Region besprochen, die nicht in der Kopfkapsel aufgegangen ist, und deren Muskulatur in mehr oder weniger direkten Beziehungen zum Thorax steht und verschiedene interessante Vergleichsmomente bietet, da sich die Grundzüge der Muskelverteilung der folgenden Segmente auch hier nachweisen lassen.

Wie schon bemerkt, ist die Halshaut ein weichhäutiger, reich ge-

falteter Bezirk, der durch eine paarige Kehlplatte (*A*, Taf. XVII, Fig. 3; Textfig. 1) in einen breiten ventralen Bezirk, die untere Kehlhaut und einen dorsalen Bezirk, die Nackenhaut, geteilt wird. Der dorsale Bezirk ist nach Art einer tiefen Intersegmentalfalte innen weit unter den Vorderrand des Thorax herübergeschoben (Taf. XVII, Fig. 3; Textfig. 1) und medianpaarig zu einer mützenförmigen Sehne ausgezogen, die dem Ansatz dorsaler intersegmentaler Längsmuskulatur dient. Die Kehlplatten selbst sind unregelmäßige Chitinbildungen, ventralwärts ausgebogen; sie vermitteln eine Verbindung zwischen einem seitlichen Ausläufer des Coxosternums (*cst*) einerseits und dem Hinterhauptsring anderseits. Die Platten dienen vielen Muskeln zum Ansatz. Die ventral zwischen ihnen ausgebreitete Kehlhaut ist breit nach vorn und nach hinten ausgedehnt und zwischen Prosternum einerseits und Gula anderseits ausgespannt, und durch die ausgebogenen Chitinplatten gleichsam in der Mitte eingeschnürt. Außer den beiden Kehlplatten sind keine Chitinbildungen vorhanden, folglich keine weitere physiologische Beanspruchung solcher vorliegt. Voss beschreibt bei *Gryllus* eine ganze Zahl von Chitinplättchen, von denen das Plattenpaar *a* dem einzigen Plattenpaar bei *Dixippus* homolog ist.

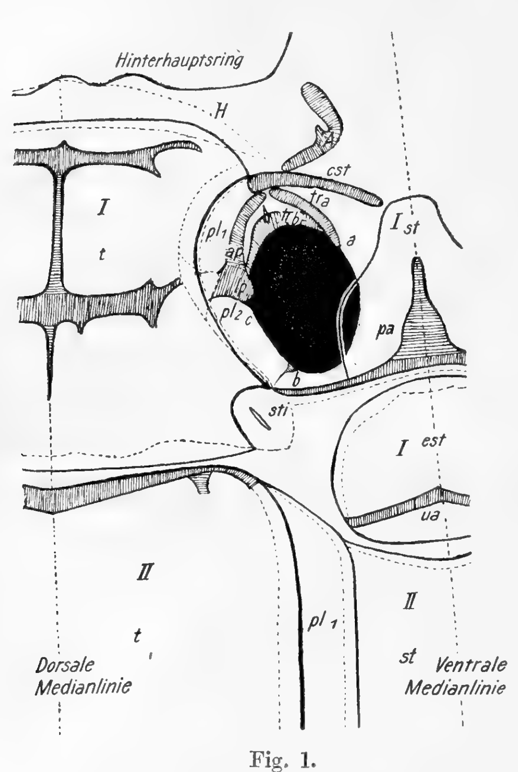


Fig. 1.

Der Prothorax I (flächenhaft ausgebreitet). Innere Ansicht der linken Körperhälfte. Etwa 18fach vergrößert. *H*, Halshaut; *A*, Kehlplatte; *cst*, Coxosternum; *It*, Tergum, Halshaut; *Ist*, Prosternum; *pa*, Apophyse; *est*, Sternellum; *ua*, unpaare Apophyse; *sti*, Stigma; pl_1 Episternum; pl_2, Epimerum; *lp*, Pleuralleiste; *c*, Hüftgelenkkopf; *ap*, Chitinleiste; tr_a, tr_b, Teile des Trochantin; *a*, Vorderwinkel, *b*, Hinterwinkel der Hüfte; *II*, angrenzende Teile des Mesothorax.

b. Thorax.

(Taf. XVII, Fig. 1 und 2 *I, II, III.*)

Durch die Halshaut deutlich von der Kopfkapsel abgesetzt, repräsentiert sich der Thorax als ein langgestreckter cylindrischer Segmentkomplex, der sich nach vorn etwas verjüngt. Gegen die Halshaut frei begrenzt, ist er hinten mit dem ersten Abdominalsegment (*Ia*) fest verschmolzen, und ist zusammengesetzt aus Prothorax (*I*), Mesothorax (*II*) und Metathorax (*III*). Die Beine sind im hinteren Bezirk eines jeden Segments mittels der Hüfte, dem zwischen Lateralregion und Sternum befindlichen Raume eingelenkt. Mesothorax und Metathorax zeichnen sich im Gegensatz zum Prothorax durch ungewöhnliche Längenausdehnung aus. Abgesehen davon zeigen die drei Segmente in ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Skleriten große Übereinstimmung. Jedes Segment besteht aus der unpaaren Rückenschuppe oder dem Tergum (*t*), der unpaaren Bauchschuppe oder dem Sternum (*st*). Zwischen beiden liegt die thoracale Seitenwand (Voss), Lateralregion (Prell). Voss hat nachgewiesen, daß in dieser Seitenwand die Pleuren, also die Skelettstücke der pleuralen Region, mit Anteilen des tergalen Bezirkes vereinigt sind. Diese tergalen Anteile der thoracalen Seitenwand dürften mit der Sympleura von Eosentomon (Prell) identisch sein. Die Vosssche Ansicht, daß die thoracale Seitenwand somit zwei morphologisch verschiedenartigen Bezirken angehört, hat durch die Prellschen Untersuchungen eine Bekräftigung erfahren. In der thoracalen Seitenwand ist ein vorderer oder episternaler (pl_1) und ein hinterer epimeraler Bezirk (pl_2) zu unterscheiden, der erste vor der Pleuralleiste (*lp*), der letztere hinter derselben. Eine sekundäre Subsegmentierung der einzelnen nach Berlese, Crampton, Snodgras u. a. primär einheitlichen Hauptsegmente in vier Teile: Acro-, Pro-, Meso-, Metasubsegment (Berlese — Blattiden und Acerentomon — Prell Eosentomon — Crampton) ist bei *Dixippus*, sollte sie früher einmal bestanden haben, jetzt nicht mehr nachweisbar infolge »einer tertiären Verschweißung und Reduktion« (Prell). Die Rückenschuppen sind vollständig einheitliche Gebilde. Am Metasternum (Taf. XVII, Fig. 2 *III st*) ist im Bereich der Apophyse (*pa*) im Chitin eine Felderung erkennbar, die auf die Verschmelzung von drei Skleriten hinweisen könnte. Analoges ist am Mesosternum nicht zu erkennen. Das Prosternum zerfällt in zwei deutlich und gelenkig abgesetzte Bezirke (*I st, est*), denen sich vorne noch das paarige Coxosternum (*cst*) angliedert. Die wenig zahlreichen, bei *Dixippus* vorhandenen Differenzierungen entsprechen offenbar auch

hier »besonderen kinematischen Beanspruchungen, die ihnen durch die Muskulatur vermittelt wird« (Voss), d. h. den geringen Anforderungen an das kinematische System, das *Dixippus* darstellt.

Da Skelett und Muskulatur in Wechselwirkung zueinander stehen, so ist es meine Aufgabe, eine morphologische Deutung dieser Differenzierungen auf Grund der Befunde der Muskulatur zu versuchen. Voss gebührt das Verdienst, auf die Bedeutung dieser Beziehung, die Graber schon »die Glanzpartie des ganzen Kerforganismus« nennt, mit allem Nachdruck hingewiesen und in seinen exakten Untersuchungen an *Gryllus* durchgeführt zu haben. In der Dürkenschen Bearbeitung der »Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden« ist dieser Gesichtspunkt ebenfalls maßgebend gewesen.

a) Der Prothorax (*I*)

(Textfig. 1, Taf. XVII, Fig. 1, 2, 3)

ist von der enormen Verlängerung, die Meso- und Metathorax erfahren haben, ausgeschlossen. Seine Breite ist etwas geringer als die der andern Thoracalsegmente. Die Länge übertrifft die Breite nur sehr wenig. Das Protergum (*t*) oder der Halsschild ist eine einfache Platte, wie bei fast allen Orthopteren (Snodgrass), kräftig entwickelt, mäßig gewölbt, durch reiche Leistenbildung verstärkt und auf der Oberfläche mit zahlreichen Höckern versehen. Vorder- und Hinterrand sind nach vorn bzw. nach hinten abgerundet. Der Hinterrand hat spitz ausgezogene Ecken, während die Vorderrandsecken nach hinten umgebogen sind. Der Seitenrand zeigt zwei kräftige Einschnürungen: eine größere vordere, hervorgerufen durch die Einlenkung der Hüfte, und eine kleinere, hintere, in die das Stigma eingelassen ist. Eine kräftige Querleiste teilt das Halsschild ziemlich gleichmäßig in eine vordere und eine hintere Hälfte. In der Nähe des tergalen Seitenrandes verzweigt sie sich in drei Teile. Der mittlere Zinken ist erst etwas aufwärts gebogen, biegt dann mit einem spitzen Winkel nach hinten um und zieht fast geradlinig nach hinten, bis zum Hinterrand des Segments und teilt von der tergalen Fläche beiderseits ein spitzwinkliges Dreieck ab. Medianpaarig entsendet die Querleiste, nur wenig von der Medianlinie entfernt, ganz kurze Chitinästchen, die dem Ansatz von Muskulatur dienen, nach hinten. Die kräftige Querleiste wird in der Medianlinie von einer bedeutend schwächeren gekreuzt, die rückwärts etwa in der Mitte der hinteren Tergumhälfte ausläuft, nach vorn in die kräftige Vorderrandsleiste hineingeht. Letztere zieht sich parallel zum Vorderrand und etwas hinter diesem über das Halsschild, solange der Vorderrand fast

gerade ist, dann gabelt sich die Leiste in ein hinteres kurzes Ende und einen erst aufwärts, dann nach hinten umgebogenen Zinken. Durch alle diese kräftigen Leistenbildungen erhält das Tergum eine besondere Festigkeit und die ansetzende Muskulatur feste Widerlager.

Das prothoracale Sternum zerfällt in zwei Teile: ein vorderes Sternit (*st*) und ein hinteres Sternellum (*est*) (Voss, Snodgrass u. a.) (Poststernum Amans, Spinisternum Crampton; epimerales Sternit Voss). Dieses Sternellum ist von Redtenbacher (Brunner und Redtenbacher, Die Familie der Phasmiden 1908) dem Mesothorax zugeteilt worden. Meine Ergebnisse der Muskelpräparation beweisen seine Zugehörigkeit zum Prothorax. Das Prosternit ist bedeutend kleiner als das Tergum und sehr zierlich geformt. Der Vorderrand ist schmal und abgerundet. Der Seitenrand erst etwas eingeschnürt und dann kräftig ausgebogen. Der Hinterrand ist in spitze Ecken ausgezogen und leicht nach vorne ausgerandet. Das Sternit zeigt median als Apophyse *pa*, (Taf. XVII, Fig. 3; Textfig. 1) eine unpaare, etwa dreieckige Platte, die in der Medianlinie nach vorn auslaufende Ecke ist spitz ausgezogen. Hinten sitzt die Platte einer kräftigen Chitinleiste auf, die nach hinten ausgebogen in die Hinterrandsecken des Sternits hineinverläuft, und hier jederseits einen Höcker bildet, der dem Ansatz von Muskulatur dient. Die Leiste führt als Chitinbrücke zum Halsschild hinüber und läuft in den spitzen Winkel zwischen den beiden Ausbuchtungen des tergalen Seitenrandes hinein. Vor der Hüfte besteht ebenfalls eine kräftige Chitinverbindung zwischen Sternit und Tergum; lange schmale Seitenfortsätze, seitlich abgegliederte Teile des Sternits, die Coxosterna (*cst*) stellen diese Brücke her und bilden den Vorderrand des Segments (Coxosternum Börners, Antisternum Amans, Acrosternite Berlese, Presternum, Accessory sternal plate Snodgrass, Sternal laterale Crampton).

Das Sternellum, *est*, das wiederum frei begrenzt, und vom Mesothorax durch eine Intersegmentalhaut abgesetzt ist, hat die Form eines Trapezes mit abgerundeten Ecken, dessen breite Seite nach hinten liegt. Die Seitenränder, die in eine weichhäutige Lateralregion übergehen, werden durch mehrere große hohle Chitinhöcker markiert; etwas entfernt vom Hinterrande verläuft eine kräftige Chitinleiste, die median nach vorn etwas ausgezogen ist: die unpaare Apophyse (*ua*); sie dient dem Ansatz dorsaler Längsmuskulatur. Während sich das Mesotergum mit einer unregelmäßig eingefalteten Intersegmentalhaut unter den Hinterrand des Protergums schiebt, greift das Prosternit mit einer besonders breiten Falte über das Sternellum hinüber, wodurch ventralseitig eine besondere Beweglichkeit erzielt wird.

Zwischen Tergum und Sternum liegt die Lateralregion, in welche die Vorderhüfte eingelenkt ist, deren Rand eine längsovale Form hat. Die Hauptsklerite der thoracalen Seitenwand, Episternum (pl_1) und Epimerum (pl_2) sind entwickelt; doch ist nur das Episternum eine deutlich abgegrenzte Platte, deren Form durch den ausgebogenen tergalen Seitenrand bedingt ist. Das Epimerum ist ein ziemlich häutiger Bezirk; beide sind durch die kurze Pleuralleiste (*lp*) (Voss) (Entopleuron Amans, Crampton, Apodem Kolbe, Pleurale Berlese) miteinander verbunden, die mit einem Hüftgelenkkopf *c* (Apophyse pediopleurale Amans; Coxalgelenkkopf Voss, Condilo pedifero Berlese, Coxal process Snodgrass und Crampton) in den Hüftrand eingelassen ist. Vor dem Hüftgelenkkopf zweigt sich von der Pleuralleiste nach vorn eine entsprechend dem Hüftrand ausgebogene Chitinleiste *ap* ab, die das Episternum begrenzt und vorn vor der Hüfte hinter dem Coxosternum mit einer Leiste, die von der andern Seite kommt, zusammenstößt. Der tergale Seitenrand wird bis zu seiner hinteren festen Verbindung mit dem Sternit von einer Falte bedeckt, die in der Mitte der vorderen Tergumhälfte am breitesten ist, mit einer mützenförmigen Ausstülpung dem oberen Ende der Pleuralleiste begegnet, und Dorsoventralmuskeln zum Ansatz dient. Vor der Coxa liegt ein häutiger, halbmondförmiger, mit mützenartig ausgezogener Sehne versehener Bezirk Tr_b, der bei der Mittelhüfte und Hinterhüfte kräftig chitinisiert ist: Die Subcoxa (Präcoxalplatte Voss, Trochantin Audouin, Verhoeff, Trochantino Berlese). Zu der Region des Trochantin gehört noch eine kräftige Chitinleiste Tr_a, die den Hüftrand im Bogen begleitend, ventral im Vorderwinkel *a* gegen den Hüftrand eingelenkt und mit langer Muskelsehne versehen ist. Vor der Hüfte stößt sie hinter dem Coxosternum mit der Leiste *ap* zusammen, mit dieser einen halbringförmigen Rahmen für die vordere Hälfte des Hüftrandes bildend. Die Präcoxalplatte entspricht dem Coxaltrochantin, die gegen den Vorderwinkel der Hüfte einlenkende Leiste dem Antecoxaltrochantin Cramptons. Über die Bedeutung dieses Trochantins und die verschiedenartigen Auslegungen desselben hat Prell eine zusammenfassende Übersicht gegeben. Der Hinterwinkel *b* der Hüfte ist der Ausgangspunkt dreier kräftiger Chitinsehnen zum Ansatz von Muskeln; zwischen Vorder- und Hinterwinkel unterscheidet man den Seitenrand, in den der Hüftgelenkkopf *c* eingefügt ist und den ebenso kräftig chitinisierten Innenrand, der neben dem Hinterwinkel in die Coxalöffnung vorspringt. Auch dieser Vorsprung dient dem Ansatz von Muskulatur. Der Lateralbezirk hinter der Hüfte ist weichhäutig und wird durch die Chitin-

brücke zwischen Sternit und Tergum in zwei Teile geteilt; die weiche Flankenhaut legt sich mit einer in der Mitte breiten, nach den Enden zu verlöschenden Falte über den Seitenrand des Sternits.

β) Mesothorax (*II*).

(Taf. XVII, Fig. 1, 2, 4; Textfig. 2.)

Der Mesothorax ist das längste Segment des ganzen Insektenkörpers. Das Tergum *t* (Taf. XVII, Fig. 1), Mesonotum Voss, Mesodorsum Amans, ist ein langgestreckter, gewölbter Schild, dessen Vorderrand durch eine Chitinleiste gebildet wird, die sich median etwas verbreitert (Randwulst Dürken, Vorderrandsleiste Prell). Sie verläuft in einem in der Mitte nach vorn offenen flachen Bogen, ist an den Seiten nach hinten umgebogen und geht ganz wenig den Seitenrand hinunter, nachdem sie kurz vorher beiderseits einen ganz kurzen Seitenast nach hinten abzweigen läßt. Die Seitenränder sind durch eine weichhäutige Falte gegen die thoracale Seitenwand abgesetzt, schwach nach außen gebogen und verschmälern sich nach hinten etwas. Der Hinterrand ist geradlinig begrenzt, mit ein wenig ausgezogenen Ecken und geht in eine dünne Intersegmentalhaut über, welche die Verbindung mit dem Metathorax vermittelt.

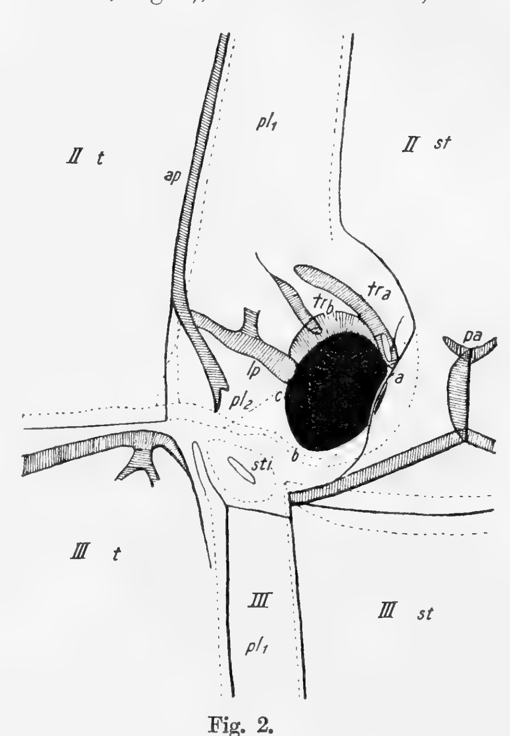


Fig. 2.

Mesothorax II (flächenhaft ausgebreitet). Innere Ansicht der linken Hüfte mit den angrenzenden Bezirken. Etwa 18fach vergrößert. *IIt*, Mesotergum; *IIst*, Mesosternum; pl_1, Episternum, pl_2, Epimerum; *ep*, Chitinleiste; *lp*, Pleuralleiste; *c*, Hüftgelenkkopf; *a*, Vorderwinkel; *b*, Hinterwinkel der Hüfte; tr_a, tr_b, Teile des Trochantin; *pa*, Mesapophyse; *sti*, Stigma; *III*, anschließende Teile des Metathorax.

Das Sternum *II st* (Taf. XVII, Fig. 2) ist im Gegensatz zum stark pigmentierten, mit Höckern versehenen Tergum fast farblos und glatt.

Es zeigt quere unregelmäßige Linien, die ihm das Aussehen von rissiger Borke geben. Das Mesosternum ist eine einheitliche Chitinplatte, hat eine kielförmige Zeichnung, die allerdings nicht bei allen Formen sehr deutlich ausgebildet ist. Der Vorderrand ist kräftig nach hinten ausgebogen, der Hinterrand ebenso stark nach hinten zu ausgerundet und hat weit ausgezogene Ecken. Die Seitenränder werden von der eingefalteten Pleuralhaut begrenzt; sie sind zunächst in ihrem Hauptteil bis in die Höhe der Mittelhüfte etwa sanft ausgebogen; dann folgt eine kräftige Einschnürung bis zur Höhe der Apophyse (*pa*). In der Länge des medianen Astes der Apophyse sind die Seitenränder wieder nach außen gebogen, schnüren sich da, wo kräftige medianpaarige Höcker vom Chitin gebildet sind, wieder etwas ein und folgen dann dem Verlaufe einer kräftigen Chitinleiste weit seitwärts ausladend bis in die Hinterrandsecke. Dieser Chitinleiste sitzt in der Mitte der mediane Ast der Mesapophyse *pa* auf. Sie gabelt sich vorn in zwei bald verlöschende Enden und dient dem Ansatze sternaler Beinmuskulatur. Von ihren seitlichen Enden gehen kräftige Sehnen ab.

Die thoracale Seitenwand (Mesopleurum Amans, Burmeisters Schulterstücke Scapulae, Strauss-Dürkheims Ilia bei Coleopteren) ist ein langer, sehr schmaler Streifen, gegen Sternum und Tergum durch Einfaltung abgesetzt. Die Pleuralleiste *lp* teilt die Lateralregion in zwei, der Größe nach sehr ungleiche Abschnitte: das langgestreckte Episternum (pl_1) und ein bedeutend kleineres Epimerum (pl_2). Die Pleuralleiste (*lp*) ist niedrig, aber kräftig und bildet an ihrem ventralen Ende mit dem Hüftrand den Hüftgelenkkopf *c*. Das obere Ende verstreicht an einer kräftigen Chitinleiste *ap*, die etwa am Hinterrand des Segments verlöschend, das Epimerum in zwei Hälften teilt, sich schräg tergalwärts wendet, dann scharf umbiegend an der thoracalen Seitenwand entlang zieht, als kräftige Stütze des Bezirks, und zahlreichen Dorsoventralmuskeln ein ausgezeichnetes Punctum fixum abgibt. Sie verstreicht gegen die Mitte des Segmentes. In der Mitte der Pleuralleiste beginnt eine bald aufhörende, kräftige breite Chitinleiste, die im Gegensatz zum Prothorax schnell verlöscht. Der Trochantin weist analog dem Prothorax zwei Sklerite auf: die gebogene Chitinleiste Tr_a mit starker Sehne, die ventral im Vorderwinkel *a* dem Hüftrand eingelenkt ist und vor der Hüfte frei aufhört. Zwischen ihr und dem Hüftgelenkkopf ist der Coxa die Präcoxalplatte Tr_b gut chitinisiert, mit breiter kräftiger Sehne vorgelagert. Der chitinisierte Hüftrand hat eine ovale Form und zerfällt durch einen Vorderwinkel *a* und einen Hinterwinkel *b* entsprechend der Vorderhüfte in einen Seitenrand und

einen Innenrand. Hinter dem Epimerum ist das mesothoracale Stigma (*sti*) in die Lateralregion eingelassen.

γ) Der Metathorax (*III*)
(Taf. XVII, Fig. 1, 2, 5; Textfig. 3)

ist nur vorn frei begrenzt; hinten ist er mit dem ersten Abdominalsegment, dem Segmentum medianum, verschmolzen. Das Metatergum (*III t*), mit dem Tergum des Segmentum medianum fest verbunden, ist ein langgestreckter, etwas gewölbter Schild, dessen Vorderrand durch eine Leiste gebildet wird, die der Vorderrandsleiste des Mesothorax genau entspricht. Die Seitenränder sind ebenfalls weichhäutig gegen die Lateralregion abgesetzt. Der Hinterrand ist concav ausgebogen, entsprechend dem convexen Vorderrand des Segmentum medianum.

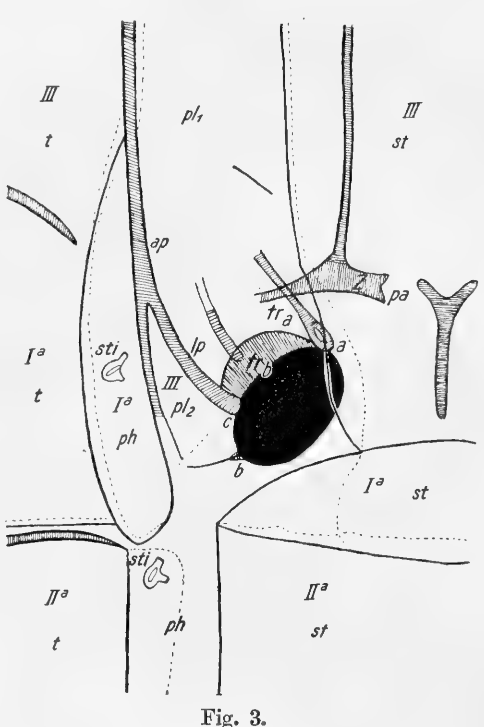


Fig. 3.

Metathorax III (flächenhaft ausgebreitet). Innere Ansicht der linken Hüfte mit den angrenzenden Bezirken. Etwa 18fach vergrößert. ***IIIt***, Metatergum; ***IIIst***, Metasternum; pl_1, Episternum; pl_2, Epimerum; ***ap***, Chitinleiste; ***lp***, Pleuralleiste; ***c***, Hüftgelenkkopf; ***a***, Vorderwinkel; ***b***, Hinterwinkel der Hüfte; tr_a, tr_b, Teile des Trochantin; ***Z***, paariger Chitinzinken; ***pa***, Metapophyse; ***Ia***, erstes Abdominalsegment; ***t***, Tergum; ***st***, Sternum; ***ph***, Lateralregion; ***sti***, Stigma; ***IIa***, 2. Abdominalsegment; ***IIat***, Tergum; ***IIast***, Sternum; ***ph***, Lateralregion; ***sti***, Stigma.

Das Metasternum (*IIIst*) ist schmaler und länger als das Tergum; Vorder- und Hinterrand sind concav ausgebogen. Der Hinterrand ist mit dem Sternum des Segmentum medianum fest verbunden, dessen convexer Vorderrand sich genau in den concaven Hinterrand des Metasternits einfügt. Die Vorderrandsecken sind kräftig ausgezogen, nach hinten verjüngt sich das Sternum bedeutend. Die Seitenränder sind gegen die Lateralregion weichhäutig abgesetzt und schwach concav ausgebogen. Auf der Höhe der Apophyse (*pa*) entstehen zwei Ecken dadurch, daß der unterste Teil der Seitenränder ganz besonders stark

concav eingeschnürt ist. Die Metapophyse ist kräftiger entwickelt als die Mesapophyse; ein medianer Ast beginnt am Hinterrande des Segments und gabelt sich vorn in einen kurzen, rechten und linken Ast. In der Mitte der medianen Chitinleiste zweigen sich ebenfalls nach rechts und links zwei schwächere Chitinleisten ab, die ebenso wie die andern Teile dem Ansatze von Muskulatur dienen. Auf gleicher Höhe mit dem Vorderende sitzen dem Sternum rechts und links zwei kräftige Chitinzinken auf (*z*), die in ihrer Mitte nach vorn eine lange Sehne entsenden.

Die thoracale Seitenwand (Burmeisters Pleura und Parapleura, Strauss-Dürkheims Ischia der Coleopteren, Metapleuron Amans) hat die Form eines langen schmalen Streifens, der sich zur Hüfte hin verbreitert, etwas convex ausgebogen ist. Sie ist gegen Tergum und Sternum weichhäutig abgesetzt durch tiefe Falten. Eine kräftige kurze Pleuralleiste (*lp*), die sehr schräg nach vorne aufwärts verläuft, teilt die Lateralregion in zwei sehr ungleiche Teile: ein langgestrecktes Episternum (pl_1) (das vordere Stück der thoracalen Seitenwand Voss, Burmeisters Parapleura, Strauss-Dürkheims unteres zweites Ischium, Episternum des Metathorax Kolbe, Antemetapleuron Amans) und ein kleines dreieckiges Epimerum (pl_2) (hinteres Stück der thoracalen Seitenwand Voss, Burmeisters Pleura, Strauss-Dürkheims oberes erstes Ischium, Epimeron des Metathorax Kolbe, Postmetapleuron Amans). Die tergale Begrenzung des Epimerum ist im Metathorax fester, während im Mesothorax dort die intersegmentale Beweglichkeit Platz greift. Die Pleuralleiste *lp* endigt am Coxalrand mit einem kräftigen Hüftgelenkkopf *c*; tergal geht sie ohne Gelenkkopf in eine kräftige Chitinleiste *ap* über, die den ganzen tergalen Seitenrand der thoracalen Seitenwand begleitet und zum Vorderrand des Segmentes zu in der Falte verstreicht. Besonders tief ist die Pleuralhaut gegen die sternale Region eingefaltet, da, wo durch die Einlenkung der Hüfte der untere Teil des sternalen Seitenrandes sehr stark eingeschnürt ist. Die Hüfte ist schräg eingelenkt; man unterscheidet an ihr homolog den übrigen Segmenten einen Vorderwinkel *a*, einen Hinterwinkel *b*; gegen den Vorderwinkel *a* ist die zum Trochantin gehörige Leiste Tr_a eingelenkt, die den sonst weichhäutigen Bezirk stützt und am Episternum mit einer knopfförmigen Verdickung endigt. Die Chitinsehne, die in den beiden andern Segmenten vorhanden ist, und einen typischen Muskel trägt, fehlt im Metathorax samt dem Muskel. Zwischen der Leiste und dem Hüftgelenkkopf liegt die im Metathorax besonders ausgebildete Präcoxalplatte Tr_b, deren hinterer Rand den Hüftrand umfaßt. Aus

dem Sklerit geht eine breite, kräftige Sehne hervor, an der verschiedene Muskeln ansetzen.

c. Abdomen.

α) Das erste Abdominalsegment (*Ia*).

(Taf. XVII, Fig. 1, 2, 5; Textfig. 3.)

Das Segmentum medianum zeigt durch engen Anschluß an den Thorax abweichende Formen gegenüber den folgenden Abdominalsegmenten. Das Tergum (*t*) des Mediansegments ist mit dem metathoracalen Tergum fest verbunden. Die vordere Grenze ist nur durch eine verdickte Chitinleiste zu erkennen, die convex nach vorn ausgebogen ist, während der Hinterrand geradlinig begrenzt und die Seitenränder concav sind. Gegen das zweite Abdominalsegment ist das Tergum durch eine weiche Intersegmentalhaut abgesetzt, die zwei kurze Sehnen zum Ansatz der Muskulatur bildet.

Das erste Abdominalsternum (*st*) (Taf. XVII, Fig. 2,5; Textfig. 3) ist ebenfalls fest mit dem Metasternum verbunden. Es ist ein schmaler Schild, dessen Länge kaum ein Drittel der Länge des Tergums ausmacht, an dem man einen kräftig chitinisierten, mittleren Bezirk von seitlichen, dünnhäutigen Teilen deutlich unterscheiden kann. Die Seitenränder gehen ohne besondere Grenze in die Flankenhaut über. Die Ansatzstellen der Muskulatur geben über den Verlauf des Seitenrandes sicheren Aufschluß. Das Sternum hat einen geraden Hinterrand, der gegen das zweite Abdominalsegment durch eine tief eingefaltete Intersegmentalhaut abgesetzt ist. Tergum und Sternum sind verbunden durch die Lateralregion *ph* (Taf. XVII, Fig. 5; Textfig. 3). Sie ist im oberen, dem Tergit angeschlossenen Teile gut ausgebildet, unten infolge des Ansatzes der Hinterhüfte auf eine schmale Hautfalte reduziert. Der obere Teil ist ein kräftig chitinisierter Bezirk von lanzettlicher Form, der weichhäutig begrenzt wird bis auf den oberen Teil, wo er an die Lateralregion des Metathorax grenzt. In der Mitte der Platte befindet sich ein Stigma, das sich durch seinen Bau als abdominales Stigma kennzeichnet.

β) Zweites Abdominalsegment (*IIa*).

(Taf. XVII, Fig. 1, 2.)

Die folgenden Abdominalsegmente haben die Form eines kurzen Cylinders, dessen Länge den Breitendurchmesser nur wenig übertrifft. Vom achten Segment an verändern sich die Verhältnisse durch Entwicklung einer Subgenitalplatte (beim Männchen vom neunten Seg-

ment an); genaue Angaben darüber finden sich bei Brunner und Redtenbacher. Das Tergum *t*, Sternum *st* und Lateralregion *ph* sind deutlich zu unterscheiden. Tergum und Sternum gehen ohne scharfe Grenze allmählich in die weichhäutigen Pleuren über. Das Tergum hat die Form eines wenig länglichen, leicht gewölbten Schildes; das Chitin besitzt nur geringe Stärke, ist granuliert und mit Höckerchen versehen. Die hinteren Ecken des Schildes sind rechtwinklig gebildet, während die vorderen Ecken abgerundet sind. Den Vorderrand des Tergums bildet eine Chitinleiste, die entsprechend der Vorderrandsleiste des Mesotergums bzw. Metatergums verläuft. Das Tergum ist jedesmal so weit unter das vorhergehende geschoben, daß die durch die Intersegmentalhaut gebildete Falte die Vorderrandsleiste mit Ausnahme des mediansten Teiles vollständig bedeckt. Die Intersegmentalfalten sind beiderseits der Medianlinie zu einer sehr kurzen Chitinsehne ausgezogen, die dem Ansatze von Muskulatur dient.

Das Sternum ist schmaler als das Tergum, ist von fast geraden Linien begrenzt. Der Vorderrand weist ebenfalls die Vorderrandsleiste auf, die aber viel schwächer entwickelt ist als tergal; in der Mitte breiter, verstreicht sie beiderseits zum Seitenrand hin. Sowohl auf dem Sternum, als auch auf dem Tergum sind die Ansatzstellen der Muskulatur auch äußerlich deutlich im Chitin zu erkennen. Der Vorderrand des zweiten Abdominalsternums weist hinter der Vorderrandsleiste eine eigentümliche Zeichnung des Chitins auf (Taf. XVII, Fig. 2, 5). Ein medianes Schildchen und zwei seitliche dreieckige Felder, dunkel pigmentiert, sind von dem übrigen Sternum durch einen hellen Bezirk abgetrennt. Gegen diesen ist das Sternum eigenartig ausgezackt. Irgend eine kinematische Bedeutung dieses Bezirks ist jetzt nicht mehr vorhanden, da er mit dem ganzen Sternum einheitlich, in sich unbeweglich ist. Wahrscheinlich ist früher eine Gliederung vorhanden gewesen, deren einzelne Sklerite in einer einheitlichen sternalen Fläche aufgegangen sind. Die Deutlichkeit der Zeichnung ist bei den einzelnen Tieren ganz verschieden.

Die Lateralregion ist weichhäutig, eine annähernd rechteckige, ziemlich breite, dünne Haut mit zahlreichen kleinen und größeren Höckern versehen, die teilweise in Reihen angeordnet sind. In dem tergalwärts gelegenen Vorderrandswinkel ist in den Segmenten 2—8 einschließlich ein Stigma eingelassen. Hinter dem Stigma verläuft eine Falte, in deren ganzem Verlauf eine reiche Pleuralmuskulatur ansetzt. Eine zweite, weniger tiefe Falte und eine dritte, ganz schmale Falte verlaufen am sternalen Seitenrand entlang.

2. Übersicht über das Skelett.

Eine Übersicht über das Skelett der drei thoracalen Segmente und der berücksichtigten Abdominalsegmente zeigt einfache morphologische Verhältnisse; die langgestreckte Form des Tieres (Textfig. 1, 2), die ihm das Aussehen eines Stabes gibt, wird hervorgerufen durch lange, schmale Sklerite, welche die einzelnen Segmente zusammensetzen. Diese auffallende Entwicklung in longitudinaler Richtung betrifft in besonderem Maße den Meta- und Mesothorax, vor allem den letzteren. Die verwandten geflügelten Phasmiden, die zwar auch Stabform haben, und schlechte Flieger sind, zeigen nicht die Verlängerung des Meso- und Metathorax, sondern die beiden flügeltragenden Segmente sind auf einen möglichst kurzen Raum konzentriert. Mit sämtlichen geflügelten Insektenformen hat *Dixippus* die Verschmelzung des Segmentum medianum mit dem Thorax zwecks fester Verbindung gemeinsam, ein noch vorhandenes Merkmal im Bau des Skeletts, das mit dem ehemaligen Besitz von Flügeln zusammenhängt. Dieser Befund kann nur durch die Annahme eines früheren Vorhandenseins von Flügeln gedeutet werden, haben doch selbst die Larvenstadien geflügelter Orthopteren ein frei begrenztes erstes Abdominalsegment, trotzdem hier die Flügelanlage vorhanden, jedoch noch funktionsunfähig ist.

Sämtliche tergalen und sternalen Platten in Thorax und Abdomen weisen einfache abdominale Ausgestaltung auf. Das Tergum des Prothorax zeigt nicht die auffallend starke Entwicklung, wie sie sonst für die Orthopteren charakteristisch ist. Eine Ausdehnung nach hinten über das Mesotergum und Halsschildseitenlappen würden die charakteristische Schutzform des Tieres beeinträchtigen. Das Protergum weist durch erhöhten Anspruch auf Festigkeit eine sehr starke Leistenbildung auf; ventral ist im Prothorax eine Gliederung zu erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit vorhanden. Die meso- und metathoracalen Terga und Sterna sind dagegen den entsprechenden abdominalen Bezirken ähnlich gebaut, einheitlich, mäßig gewölbt und mit geringer Entwicklung des Endoskeletts. Meso- und Metatergum zeigen die einfache Vorderrandsleiste der Abdominalsegmente als einzige endoskelettale Bildung. Mit dem Wegfall der Flügel ging tergal das Fehlen jeder Gliederung, der Entwicklung von Präsegmentallamellen, zahlreicher Versteifungsleisten, hoher Wölbung des Scutums, jeglicher Phragmenbildung als Anheftungsmöglichkeit der Muskulatur der indirekten Flugmechanik verloren. Ventral sind die meso- und metathoracalen Sterna nur wenig gegen die abdominalen modifiziert. Be-

deutungslose Unterschiede bestehen in der größeren Längenausdehnung, in der Einschnürung der thoracalen im hinteren Bezirk zur Einlenkung der Hüfte. Der »Randwulst« der abdominalen Sterna fehlt den thoracalen; doch haben die thoracalen die typischen, aber schwach entwickelten Apophysen, die in Meso- und Metathorax hohle Einstülpungen sind. Freie, den Innenraum des Thorax durchsetzende paarige Apophysen fehlen und sind nur im Metathorax in Rudimenten als zwei kurze Chitinzapfen, die der Apophyse nicht aufsitzen, erhalten. Während bei geflügelten Formen im allgemeinen zur Ausgestaltung der »Flügelbrust« (Graber) eine paarige und eine unpaare Apophyse vorhanden sind, erstere ein kräftiges Widerlager einer infolge der Flugmechanik mehr oder weniger wohlentwickelten und gut differenzierten sternalen Beinmuskulatur (vgl. S. 802) bildet, letztere eine Trennung der Flug- und Beinmechanik von der intersegmentalen Beweglichkeit bewirkt, bestehen bei *Dixippus* Metapophyse und Mesapophyse der Hauptsache nach aus einem medianen Ast, der sich vorn ganz kurz gabelt. Der Prothorax weist auf dem Sternellum eine unpaare Apophyse als mäßig kräftige Leiste auf, statt der paarigen Apophyse findet sich auf dem Prosternit nur ein medianer Bezirk stärkeren Chitins, der einer Leiste aufsitzt. Die endoskelettalen Bildungen der Sternalregion erreichen in keinem Segmente diejenigen der thoracalen Seitenwand, etwa so, daß sie sich zur kräftigen Festigung der Segmentbezirke vereinigen könnten. Eine Verbindung wird lediglich durch Muskulatur herbeigeführt. Diese geringe Apophysenbildung hängt einmal — und zwar der Hauptsache nach — mit dem Mangel der Flügel zusammen, da, wie ein zweiter Teil der Arbeit zeigt, die an den Apophysen ansetzende sternale Beinmuskulatur bei *Dixippus* als Hilfsmuskulatur der Dorsoventralmuskeln nur wenig zahlreich entwickelt ist. Bei geflügelten Insekten dagegen, bei denen die Dorsoventralmuskeln sekundär in den Dienst der Flügel gestellt werden, ist die sternale Beinmuskulatur, die für die Dorsoventralmuskeln eintritt, kräftig ausgebildet samt den Apophysen, die ihr als Ansatz dienen. Anderseits entbehren die Beine sowohl größerer locomotorischer Beanspruchung als auch besonderer Aufgaben, die zahlreiche kräftige sternale Muskulatur und feste endoskelettale Bildungen nötig machten.

Die thoracale Seitenwand weist im Thorax gegenüber dem Abdomen bedeutende Differenzen auf. Die Lateralregion des Abdomens ist ein weichhäutiger Bezirk, auf dem zahlreiche Muskulatur ansetzt, die hier ihr Punctum mobile hat, während sich das Punctum fixum auf dem Tergum bzw. Sternum befindet. Zahlreiche Chitinplättchen,

denen auf der Oberfläche Warzen und Höcker entsprechen, sind in den weichhäutigen Bezirk eingestreut. Stärkere Chitinisierung weist nur das Peritrema des Stigmas auf und der laterale Bezirk des ersten Abdominalsegments, der zwischen dem zugehörigen Tergum und dem Epimerum des Metathorax auf der Höhe der Hinterhüfte eingeschoben ist. Die thoracale Seitenwand des Thorax hat die festen Chitinplatten des Epimerum und des Episternum, während die häutigen Bezirke zurücktreten. Epimerum und Episternum müssen eben das Punctum fixum für die Dorsoventralmuskulatur abgeben, die am Hüftrand, den umgebenden beweglichen Bezirken und am Trochanter ihr Punctum mobile hat.

Die Platten sind noch verstärkt durch die Pleuralleiste und die lamellöse kräftige Leiste, die im Meso- und Metathorax die langgestreckte Lateralregion wirksam versteifen und ein kräftiges Widerlager für die Dorsoventralmuskulatur bieten. Die thoracale Seitenwand weist die einfachen Verhältnisse auf, die durch die Flügellosigkeit des Tieres bedingt sind. Sie ist vollkommen einheitlich entwickelt gegenüber der Lateralregion geflügelter Insekten, die in ihrem dorsalen Teile eine Gliederung in zahlreiche Gelenkplatten tergaler Natur von tergal-pleuralem Verhalten zeigt. Die ersten Stadien geflügelter Formen (*Gryllus domesticus*) zeigen dieselbe Einheitlichkeit der thoracalen Seitenwand infolge der Funktionsunfähigkeit der vorhandenen Flügelanlage, die noch keine sekundäre Gliederung des tergal-pleuralen Bezirkes bewirkt haben. Doch handelt es sich bei der Larve von *Gryllus* um eine primäre Einheitlichkeit, während es bei *Dixippus* eine sekundäre ist, die mit dem Verluste der Flügel den primären Zustand wieder hergestellt hat. Die Pleuralleiste ist im Vergleich zu geflügelten Formen sehr niedrig, wenig kräftig, ein Pleuralgelenkkopf am oberen Ende fehlt. Der Prothorax zeichnet sich vor den andern Segmenten noch dadurch aus, daß die Hüfthöhle geschlossen ist. Tergum und Sternit sind durch sternale Fortsätze fest verbunden und der ganze Bezirk ist dadurch einheitlich, in sich unbeweglich. Die Halshaut weist nur ein einziges Plattenpaar auf gegenüber mehr oder weniger reicher Plattenbildung der andern Orthopteren. Sie sind eben nach Maßgabe physiologischer Beanspruchung, der Einschränkung ausgiebiger Drehungsmöglichkeit, entwickelt.

Die abdominalen Stigmen 2—8 einschließlich befinden sich am Vorderrand des Segments und zwar sind sie tergal in die Lateralregion eingelassen. Sie liegen auf der Höhe der tergalpleuralen Muskulatur und zwar nach der Seite ihrer pleuralen Anheftung hin. Mit dieser

Lagebeziehung zur tergalpleuralen Muskulatur stimmt die Anordnung des Stigmas mit *Gryllus* überein. Das Stigma des Segmentum medianum nimmt eine abweichende Lage ein. Es liegt etwa in der Mitte des tergalen Teiles der Lateralregion des medianen Segments. Es befindet sich ebenfalls dorsal, fast in gerader Linie mit den andern abdominalen Stigmen und in gleicher Höhe mit dem metathoracalen Hüftgelenkkopf. Die abdominalen Stigmen unterscheiden sich von den thoracalen durch die besondere Ausgestaltung des Peritrema. Ein metathoracales Stigma fehlt. Das mesothoracale, sowie das prothoracale sind am Hinterrande des zugehörigen Segments eingelassen. Das mesothoracale liegt mitten vor dem Vorderrande des metathoracalen Episternums; das prothoracale Stigma ist in eine tiefe Ausbuchtung des hinteren protergalen Seitenrandes eingelassen.

Ein Vergleich der Verhältnisse bei *Dixippus* mit denen andrer Orthopteren und verwandter Ordnungen ist überflüssig, weil Voss ihn im Anschluß an die Verhältnisse bei *Gryllus* durchgeführt hat.

Zwei skelettale Befunde weisen auf den Charakter von *Dixippus* als primär pterygotes Insekt hin: die Verschmelzung des ersten Abdominalsegments mit dem Thorax und die Artikulation der Pleuralleiste mittels Gelenkkopf am Hüftrand, ersteres zum festen Anschluß und zur Konzentration des Abdomens mit dem Thorax, eine notwendige Vorbedingung für die Flugmöglichkeit, letzteres, »um ein festes Widerlager für die Coxalmuskeln abzugeben, die sich bei den geflügelten Insekten an der Zusammensetzung der Flugmuskulatur beteiligen« (Prell). Auch Voss hatte bereits das Auftreten der Pleuralleiste im Skelett »als wesentliche morphologische Begleiterscheinung des Flügels« bezeichnet.

II. Die Muskulatur.

(Taf. XIX, Fig. 6.)

1. Einführung in die Darstellung der Muskulatur.

Die Präparation und Beschreibung der Muskeln geschah in anal-oraler Richtung von den primären einfachen Verhältnissen, wie sie im Abdomen gegeben sind, ausgehend, zu denen des Thorax, die komplizierter sind infolge erhöhter physiologischer Beanspruchung. Die untersuchte Muskulatur läßt sich, wie bei andern Insekten (Voss 1905 und 1912, Dürken 1907; Berlese 1909) in verschiedene Kategorien einteilen.

I. Längsmuskulatur:
  1. Ventrale Längsmuskeln:
    a) Mediale Gruppe,
    b) laterale Gruppe.
  2. Dorsale Längsmuskeln:
    a) Mediale Gruppe,
    b) laterale Gruppe.

II. Dorsoventralmuskulatur (mittlere mediale echte Dorsoventralmuskeln, die vom medialen Bezirk des Tergum zur sternalen Region ziehen):
    a) Intersegmentale Dorsoventralmuskeln,
    b) vordere episternale Gruppe,
    c) hintere epimerale Gruppe.

III. Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur:
  1. Dorsoventrale Seitenmuskeln, die vom tergalen Seitenrand zur seitlichen Sternalregion ziehen:
    a) Intersegmentale Muskeln,
    b) vordere episternale Gruppe,
    c) hintere epimerale Gruppe.
  2. Unterbrochene Seitenmuskeln:
    a) Sternal pleurale, die Lateralregion und Sternum,
    b) tergalpleurale, die Lateralregion und Tergum,
    c) intratergale Seitenmuskeln, die seitlich gelegene tergale Skelettbezirke miteinander verbinden.

IV. Die sternale Muskulatur. Sternale Beinmuskeln, die nur sternalen Bestandteilen des Skeletts angehören.

Nicht alle Gruppen sind in allen Segmenten vorhanden. Eine Übersicht am Schlusse der Beschreibung der Muskulatur eines jeden Segmentes gibt jedesmal darüber Aufschluß. Die Muskulatur verbindet entweder Skelettbezirke desselben Segments miteinander, segmentale Muskulatur, oder sie verbindet zwei unmittelbar hintereinander liegende Segmente, einfach intersegmentale Muskulatur, oder sie zieht durch drei hintereinander liegende Segmente, doppelt intersegmentale. Intersegmental sind teilweise sowohl die medialen, als auch die lateralen Dorsoventralmuskeln des Thorax und der Halshaut (in der letzten, soweit vorhanden), die gesamte dorsale Längsmuskulatur und die ventrale, bis auf einen prothoracalen Muskel. Die Lateralregion des Segmentum medianum weist durch Einschiebung zwischen die Teile des Metathorax intersegmentale Flankenmuskulatur auf. Für die Muskeln

ist bis auf einzelne Ausnahmen eine streng topographische Nomenklatur durchgeführt. Die zweckmäßigen Abkürzungen der Muskelbezeichnungen von Voss, die schon verschiedentlich Anwendung gefunden haben, habe auch ich übernommen. Im Thorax bezeichnen die gleichnamigen Muskeln durchweg homologe Muskeln; doch ist bei gleichen Bezeichnungen der Muskeln in Abdomen und Thorax eine Homologie nur vorhanden, wenn sie ausdrücklich angegeben ist Nach Möglichkeit haben die durch einen Vergleich von *Dixippus* mit *Gryllus domesticus* festgestellten homologen Muskeln den gleichen Index erhalten. Abweichungen sind jedesmal an der betreffenden Stelle angegeben. Der Index bezeichnet also nicht die Zahl der in den einzelnen Kategorien vorkommenden Muskeln, sondern drückt Homologien sowohl der einzelnen Thoraxsegmente untereinander als auch mit *Gryllus* aus, dessen Verhältnisse zugrunde gelegt sind. Die Abkürzungen der Muskelnamen erleichtern die Orientierung auf den drei Schemata, wo die Übersichtlichkeit der einzelnen Kategorien auch durch Anwendung verschiedener Farben in der Lateralregion angestrebt ist. Photographische Situationsbilder sollen im Verein mit den Schemata eine klare Anschauung der Muskelverhältnisse vermitteln.

Alle beschriebenen Muskeln sind paarig vorhanden. Die spezielle Muskulatur der Organe wie die des Darmes, des Rückengefäßes ist unberücksichtigt gelassen; die einzelnen Muskeln zeigen typische Querstreifung und setzen sich aus einzelnen Fasern zusammen. Teilweise ist ein Zerfall in kleinere Bündel zu konstatieren, der da berücksichtigt worden ist, wo eine deutliche, konstant bei einer Anzahl von Exemplaren wiederkehrende Gliederung, die eine morphologisch-kinematische Bedeutung zu haben schien, beobachtet werden konnte. Die Muskeln inserieren teils mit breitem, flachen Ansatz auf dem Chitin, teilweise sind sie mit Sehnen von sehr ungleicher Länge versehen, von einer geringen Andeutung einer solchen, bis zu der langen Sehne des mesothoracalen ventralen Längsmuskels, der sowohl durch diese Sehne, als auch durch seine eigenartige Form ein gewisses deskriptives Interesse hat. Die Muskelansätze sind im Chitin auch an den mit Kalilauge behandelten Präparaten deutlich zu sehen. Die Dicke der Muskeln ist in ihrem Verhältnis zueinander auf den Schemata durch die umrandeten Ansatzflächen zum Ausdruck gebracht und bei der Beschreibung durch Angaben, wie »sehr kräftig«, »kräftig«, »mäßig«, »schwach entwickelt« allgemein charakterisiert. Einige Längen- und Breitenmaße sind im 2. Teil tabellarisch aufgezeichnet. Die Form der Muskeln läßt sich auf verschiedene Grundtypen zurückführen.

1. Gleichmäßiger Belag von mehr oder weniger dicht und regelmäßig nebeneinander liegenden Faserbündeln oder einzelnen Fibrillen (Seitenmuskulatur und abdominale, ventrale Längsmuskulatur),
2. bandförmige Muskeln, hauptsächlich Längsmuskulatur,
3. cylindrische,
4. kegelförmige Muskeln,
5. fächerförmige, dreieckige und andre, teilweise absonderliche Formen. Einen abnormen Muskel, ähnlich einer vielfach verschlungenen Schleife, zeigt Taf. XIX, Fig. 7 (*abn*). Er befindet sich auf dem Metatergum, dort, wo bei andern Exemplaren der mediale Dorsoventralmuskel *dvm* 3 +4 ansetzt. Wahrscheinlich ist diese Abnormität auf eine Verletzung, ein Abreißen des Muskels von seiner Ansatzstelle am Hüftrand, zurückzuführen. Die Fasern haben sich auf dem Tergum mit beiden Ansatzstellen befestigt. Eine Funktion ist mit der Ablösung vom Hüftrande wohl kaum vorhanden.

Je nach der Form verlaufen die Fasern parallel oder convergieren zur Ansatzstelle hin.

2. Beschreibung der Muskulatur.

a. Zweites Abdominalsegment (*IIa*).

(Textfig. 4; Taf. XIX, Fig. 6.)

Die Längsmuskulatur ist symmetrisch zur Medianlinie angeordnet, gut entwickelt und in mehrere paarige Muskelbündel differenziert, die teils über-, teils nebeneinander angeordnet, die hintere Fläche des Tergums, bzw. des Sternums einnehmen. Die ganze Muskulatur ist intersegmental und bewirkt die gegenseitige Annäherung der Segmente und die Krümmung des Abdomens.

Dorsale Längsmuskulatur.

1. *IIa* dlm_1. Musculus dorsoventralis primus. Intersegmentaler dorsaler Längsmuskel, ein breiter, dünner Muskel, verläuft parallel zur Medianlinie, setzt auf der Fläche des Tergums an und zieht zum Vorderrande des vorhergehenden Segments.

2. *IIa* dlm_2. Musculus dorsalis secundus. Intersegmentaler dorsaler Längsmuskel, ein paariger Muskel, der unweit der Medianlinie und dieser parallel verläuft. Seine Länge beträgt etwa ein Drittel der Länge des zugehörigen Tergums. Er ist mäßig dick, in seinem ganzen Verlauf nahezu gleichbreit, setzt auf dem hinteren Drittel der tergalen Fläche an und zieht zum Vorderrand des vorhergehenden Segments, dlm_1 teilweise verdeckend.

3. *IIa* dlm_3. Musculus dorsalis tertius. Intersegmentaler dorsaler Längsmuskel; ein ziemlich kräftiger Muskel, vorn etwas breiter als hinten. Er setzt auf dem hinteren Teile des Tergums an, zieht etwas schräg medianwärts nach hinten und inseriert auf dem Vorderrand des vorhergehenden Segments, unmittelbar neben dlm_1 und dlm_2.

4. *IIa* dlm_4. Musculus dorsalis quartus. Intersegmentaler, dorsaler Längsmuskel. Er ist etwas breiter und weniger schräg als

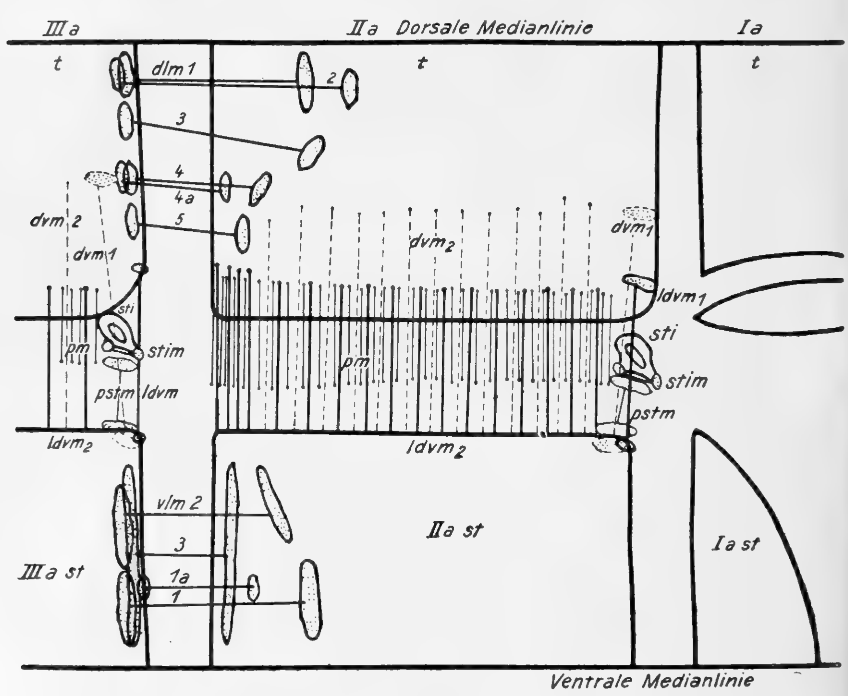


Fig. 4.

Innere Ansicht des 2. Abdominalsegments und der angrenzenden Bezirke. Schematische Darstellung der Muskulatur der linken Körperhälfte. *t*, Tergum; *st*, Sternum. Die Muskeln sind durch gerade Linien gekennzeichnet: *dlm, vlm, ldvm, stim* kräftig, *pm, pstm* schwächer ausgezogen, die *dvm* sind durch punktierte Linien dargestellt. Die Größe der Muskelansatzflächen ist durch Punktierung angedeutet.

dlm_3, setzt auf der tergalen Fläche an und verläuft, sich verbreiternd, zum Vorderrand des vorhergehenden Segments.

5. *IIa* dlm_{4a}. Musculus dorsalis quartus. Intersegmentaler dorsaler Längsmuskel. Ein breiter, dünner, sehr kurzer Muskel, dessen Breite der des ihn deckenden dlm_4 entspricht. Ansatz auf der Fläche des Tergums nahe dem Hinterrande und Insertion auf dem Vorderrande des vorhergehenden Segments.

6. *IIa* dlm_5. Musculus dorsalis quintus. Dorsaler intersegmentaler Längsmuskel, der lateralste aller dorsalen Längsmuskeln. Er verläuft parallel zur Medianlinie, setzt schräg auf der tergalen Fläche an. Die Muskelfasern verkürzen sich zum Seitenrand hin, und inserieren auf dem Vorderrande des vorhergehenden Segments. Die etwas schräg verlaufenden Muskeln ermöglichen ein Wölben und Verflachen des Tergums.

Ventrale Längsmuskulatur.

7. *IIa* vlm_1. Musculus ventralis primus. Intersegmentaler ventraler Längsmuskel, ein kräftiger, breiter und flacher Muskel, der parallel zur Medianlinie und nur wenig von derselben entfernt verläuft. Er setzt auf dem hinteren Drittel der sternalen Fläche halbkreisförmig an, verläuft immer gleichbreit nach hinten zum Vorderrande des vorhergehenden Segments.

8. *IIa* vlm_2. Musculus ventralis secundus. Intersegmentaler, medianpaariger ventraler Längsmuskel, ebenfalls ein kräftiger, breiter und flacher Muskel, etwas kürzer als vlm_1. Er verläuft lateralwärts von ihm ebenfalls mit parallelen Fasern, die sich aber seitwärts immer mehr verjüngen. Der Muskel entspringt auf der sternalen Fläche mit schräger Ansatzstelle und verläuft nach hinten zum Vorderrand des vorhergehenden Segments.

9. *IIa* vlm_{1a}. Musculus ventralis primus pars secundus. Intersegmentaler, ventraler, paariger Längsmuskel, ein flacher Muskel, kürzer und schmaler als die beiden andern. Er verläuft seitlich unter vlm_1, setzt wie dieser auf der hinteren sternalen Fläche an und zieht zum Vorderrand des vorhergehenden Segments.

10. *IIa* vlm_3. Musculus ventralis tertius. Intersegmentaler, ventraler, paariger Längsmuskel, ein kurz-faseriger Muskelbelag, der unter den drei oben beschriebenen Muskeln herzieht. Die Fasern setzen auf der Fläche des Sternums, nicht weit vom Hinterrande an und endigen auf dem Vorderrande des vorhergehenden Segments.

Dorsoventralmuskulatur (mediale).

Die Dorsoventralmuskulatur, wie die gesamte Flankenmuskulatur überhaupt, bot der Präparation große Schwierigkeit, da sie aus einem dreifachen Belag schwacher, einzelner Muskelfasern besteht, die in einem gut ausgebildeten Fettkörper eingebettet liegen, und sich nur schwer unversehrt aus demselben herauslösen lassen (Textfig. 5). Wohldifferenzierte Muskelbündel sind nur wenige vorhanden.

11. *IIa dvm*$_1$. Musculus dorsoventralis primus. Segmentaler medialer vorderer Dorsoventralmuskel. Er setzt auf dem medialen Teile des Tergums unmittelbar hinter der Vorderrandsleiste unter dlm_4 und einwärts von dlm_5 an und zieht hinüber zum vorderen Seitenrande des Sternums.

12. *IIa dvm*$_2$. Musculus dorsoventralis secundus. Segmentaler medialer hinterer Dorsoventralmuskel, ein hinter dem Stigma beginnender, bis zur Höhe von dlm_5 reichender Muskelbelag, der mit lateral-dorsoventralen Fasern alterniert. Die Fasern von dvm_2 beginnen auf dem medialen Tergum, auf der Höhe von dlm_4, und ziehen zum sternalen Seitenrand.

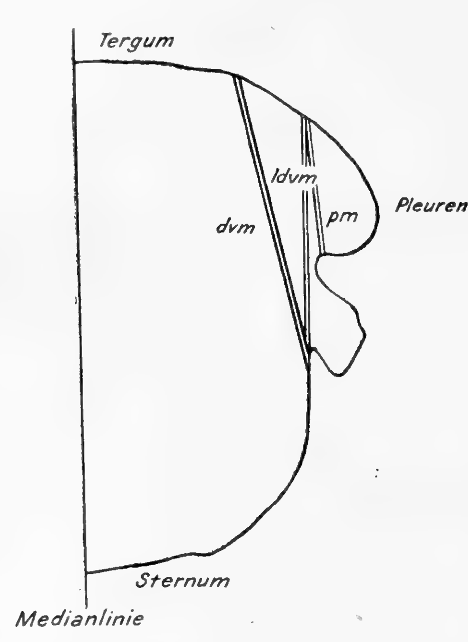


Fig. 5.

Querschnitt durchs Abdomen (schemat.). *dvm*, mediale Dorsoventralmuskulatur; *ldvm*, laterale Dorsoventralmuskulatur; *pm*, Pleuralmuskulatur, unterbrochene Seitenmuskulatur.

Seitenmuskulatur.

Laterale Dorsoventralmuskulatur.

13. *IIa ldvm*$_1$. Musculus lateralis dorsoventralis primus. Segmentaler vorderer, lateraler Dorsoventralmuskel, ein schwacher Muskel, nur aus wenigen Fasern bestehend. Er setzt seitlich auf der kräftigen Vorderrandsleiste des Tergums an und zieht zum vorderen Seitenwinkel des Sternums hinüber. Er ist wie die vorhergehenden ein Atemmuskel, der durch Zusammenpressen des Abdomens in dorsoventraler Richtung wirkt.

14. *IIa ldvm*$_2$. Musculus lateralis dorsoventralis secundus. Segmentaler, lateraler, hinterer Dorsoventralmuskel. Ein hinter dem Stigma beginnender, mit medialen dorsoventralen Fibrillen bis zur Höhe von dlm_5 alternierender Muskelbelag, der bis zum Hinterrande des Segments reicht, zieht vom tergalen zum sternalen Seitenrand.

Die Dorsoventralmuskeln bewirken die Kompression des Ab-

domens von oben nach unten und leisten dadurch als indirekte Atemmuskulatur ihre Dienste.

Unterbrochene Seitenmuskulatur.

15. *IIa pm.* Musculus lateralis. Segmentaler, hinterer, tergalpleuraler Muskel, ist ein gleichmäßiger Belag von Muskelfasern, der hinter dem Stigma beginnt und die ganze Flanke entlang unter den Dorsoventralmuskeln her bis zum Hinterrand des Segments zieht. Er inseriert auf derselben Linie auf dem tergalen Seitenrande wie $ldvm_2$, unter dem er beginnt. Die Fasern verlaufen dicht gedrängt nebeneinander und endigen auf der pleuralen Falte, die sternalwärts hinter dem Stigma die ganze Pleuralregion entlang zieht. Er regelt die Beständigkeit dieser Falte und ist ebenfalls ein Atemmuskel.

16. *IIa pstm.* Musculus lateralis parastigmaticus. Segmentaler, vorderer, sternalpleuraler Flankenmuskel. Er tritt in Beziehung zum Stigma, da er am vorderen Seitenrande des Sternums beginnt, ziemlich breit und mit parallelen Fasern auf der hinter dem Stigma verlaufenden Falte inseriert, und so als Stigmenöffner funktioniert.

17. *IIa stim.* Musculus stigmaticus constrictor peritrematis, echter Stigmenmuskel und zwar Stigmenschließer. Er setzt seitlich sternalwärts an einem Chitinvorsprung der chitinösen Einfassung des Stigmas an, zieht schräg über das Stigma hinweg und endigt vor demselben an einem zweiten Vorsprung. Sowohl dieser Muskel, als auch der vorhergehende sind unmittelbare direkte Atemmuskeln.

Die Muskulatur des zweiten Abdominalsegments stimmt mit dem dritten und den weiteren Abdominalsegmenten überein. Doch ist die Flankenhaut des zweiten tiefer eingefaltet als die der nachfolgenden Segmente. Die Falten vertiefen sich noch nach dem Vorderrande hin. Infolgedessen sind die Flankenmuskeln des zweiten Segments kürzer als die der andern, besonders zum Vorderrande hin.

b. Segmentum medianum *Ia*.
(Taf. XVIII, Schema 2; Taf. XIX, Fig. 6, 7, 8, 9.)

Längsmuskulatur. Ventrale Längsmuskulatur.

1. *Ia* vlm_1. Ventraler intersegmentaler Längsmuskel. Ein kurzer Muskel, der auf der Fläche des Sternums ansetzt und auf dem vorderen Rande des zweiten Abdominalsternums endigt. Der zur Medianlinie hin liegende Teil ist von *III vlm* verdeckt.

2. *Ia* vlm_2. Ventraler intersegmentaler Längsmuskel. Kurz und wenig kräftig, setzt er auf dem seitlichen Teil des Sternums an und endigt auf dem Vorderrande des zweiten Abdominalsternums neben vlm_1. Beide bewirken die ventrale Annäherung der Segmente.

Die dorsale Längsmuskulatur entspricht der in den übrigen Abdominalsegmenten.

Mediale Dorsoventralmuskulatur.

9. *Ia dvm.* Musculus dorsoventralis. Segmentaler, medialer Dorsoventralmuskel, ein kräftiger Muskel. Er beginnt auf dem tergalen Seitenrand mit fächerförmig ausgebreiteten Fasern und zieht zum Seitenrand des ersten Abdominalsternums.

Seitenmuskulatur. Laterale dorsoventrale Muskulatur.

10. *Ia* $ldvm_1$. Musculus lateralis dorsoventralis primus. Segmentaler, lateraler vorderer Dorsoventralmuskel. Er zieht von der vorderen Hälfte des tergalen Seitenrandes schräg nach hinten zum vorderen Seitenwinkel des ersten Abdominalsternums, ein schwacher Muskel, nur aus wenigen Fasern bestehend.

11. *Ia* $ldvm_2$. Musculus lateralis dorsoventralis secundus, segmentaler, lateraler, hinterer Dorsoventralmuskel. Ein flacher und nicht sehr kräftiger Muskel, der vom hinteren Seitenrande des Tergums zum hinteren Seitenrande des Sternums hinüberzieht.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

12. *Ia ipm.* Musculus intersegmentalis lateralis. Intersegmentaler, tergalpleuraler Flankenmuskel. Er ist hinter der Coxa segmental, zieht vom tergalen Seitenrande zur Flankenhaut; weiter nach vorn endigen die Fibrillen auf dem Seitenrande des metathoracalen Epimerum, dann des Episternum; der Belag erfährt durch das Peritrema eine Unterbrechung und wird zum Schluß wieder segmental, tergalpleural und zwar zum Metathorax gehörig, da er vom Seitenrande des Metatergums zum Seitenrande des metathoracalen Episternum zieht. Weil er ein einheitlicher, zusammengehöriger Muskelbelag ist, der den Zweck hat, die teils segmentale, teils intersegmentale Beweglichkeit der Lateralregion des Segmentum medianum gegen die verschiedenen angrenzenden Skeletteile, gegen die sie beweglich abgesetzt ist, zu regeln, so ist der Muskelbelag hier im Zusammenhange behandelt, trotzdem er in seinem vorderen Teile durch die beiderseitige Insertion dem Metathorax angehört. Diese eigenartigen Be-

ziehungen sind dadurch geschaffen, daß die Lateralregion vorn zwischen dem Tergum des Segmentum medianum und des Metathorax einerseits, und Epimerum und Episternum des Metathorax anderseits eingeschoben ist. Durch die obenerwähnte Funktion dient der Muskelbelag zu gleicher Zeit, wenn auch nur in geringerem Maße, infolge der starren Platte, in die das Peritrema eingelassen ist, als indirekte Atemmuskulatur.

13. *Ia stm.* Musculus lateralis stigmaticus. Intersegmentaler, intrapleuraler Flankenmuskel des Stigma, ein Stigmenöffner; er zieht vom seitlichen Chitinvorsprung des Peritrema zum Seitenrande des metathoracalen Epimerum.

14. *Ia stim.* Musculus stigmaticus constrictor peritrematis. Echter Stigmenmuskel, als Stigmenschließer. Er verbindet die beiden Chitinvorsprünge des Peritrema miteinander.

Vergleich des Segmentum medianum mit den folgenden Abdominalsegmenten.

Aus der Verschmelzung des Segmentum medianum mit dem Metathorax gehen verschiedene Abänderungen der abdominalen Muskulatur hervor. Die tergale Längsmuskulatur hat sich fast unverändert erhalten. Die ventrale Längsmuskulatur ist dagegen auf zwei kurze, mäßig entwickelte Muskeln reduziert; einen medialen und einen lateralen. Die Flankenmuskulatur ist infolge der besonderen Verhältnisse der Lateralregion etwas modifiziert. Es ist nur ein medialer Dorsoventralmuskel vorhanden, der sternal ein vorderer Muskel ist, tergal aber dem hinteren Bezirke angehört. Sein Charakter als medialer Dorsoventralmuskel ist verwischt, da er auf dem tergalen Seitenrande ansetzt. Doch ist dies auch bei dem intersegmentalen, metathoracalen, medialen Dorsoventralmuskel der Fall. $ldvm_1$ und $ldvm_2$ sind im Segmentum medianum, wie auch in den andern Abdominalsegmenten vorhanden. Doch zieht $lvdm_1$ nicht wie in den folgenden senkrecht von oben nach unten vom Tergum zum Sternum, sondern von vorn oben nach hinten unten infolge der ungleichen Längenausdehnung des Tergums und des Sternums. Ersteres reicht um die doppelte Länge des Sternums weiter nach vorn. Die drei Muskeln sind sternal ziemlich nahe zusammengerückt, da das Sternum sehr schmal ist; ein tergalpleuraler *pstm,* der in den folgenden Segmenten als Stigmenöffner funktioniert, fehlt, dafür ist im Segmentum medianum ein spezieller echter Stigmenöffner vorhanden. Der tergalpleurale Muskelbelag des Segmentum medianum läßt sich mit dem tergalpleuralen Muskelbelag der andern Segmente vergleichen.

Morphologische Betrachtung der Abdominalmuskeln mit Berücksichtigung der Verhältnisse bei Gryllus domesticus.

Allen Abdominalsegmenten einschließlich des Segmentum medianum ist eine wohldifferenzierte dorsale Längsmuskulatur gemeinsam, die im Zusammenhang mit der ventralen der intersegmentalen Verbindung und Verschiebung der einzelnen Segmente gegeneinander dient, der Biegung des Hinterleibes nach oben, die im besonderen Maße in dem ersten Stadium zu beobachten ist, und einer leichten Krümmung des Abdomens nach rechts und links. Die dorsale Längsmuskulatur zerfällt in fünf wohl differenzierte Bündel, von denen dlm_4 zweiteilig ist. Diese Muskeln nehmen in ununterbrochener hinterer Ansatzlinie die ganze Breite des Tergums ein, bis zum Ansatze der *lvdm*. Zwischen dlm_3 und dlm_4 zeigt sich eine mehr oder weniger deutliche Lücke, die eine Teilung in eine mediale und eine laterale Gruppe zuläßt.

Die ventrale Längsmuskulatur ist medianwärts zusammengedrängt, mit ununterbrochener Ansatzlinie, und zerfällt in einen zweiteiligen medianen Muskel vlm_{1-1a} und ein laterales Bündel vlm_2. Unter beiden ist ein gleichmäßiger kurzer, undifferenzierter Belag: vlm_3. Erwähnung finde noch ein bei drei Exemplaren gefundener dorsaler segmentaler Längsmuskel des zweiten Abdominalsegments * (Taf. XIX, Fig. 6, 8), der von der Vorderrandsleiste hinter *Ia* dlm_1 ansetzend, nach hinten ziehend noch auf der vorderen Hälfte des Tergums ansetzt. Er ist ein direkter Antagonist von *Ia* dlm_1 und kann nur zur Erhaltung der Lagebeziehung und zur Erhöhung der festen dorsalen Verbindung der beiden ersten Abdominalsegmente und weiterhin von Thorax und Abdomen dienen. Auch die Anordnung der ventralen Längsmuskulatur zeigt deutlich die Tendenz, erstes und zweites Abdominalsegment und Metasternum fester miteinander zu vereinigen.

Die Flankenmuskulatur zerfällt in eine dorsoventrale, eine unterbrochene vordere sternalpleurale, eine unterbrochene hintere tergalpleurale und den intrapleuralen echten Stigmenschließer. Inwiefern die Verhältnisse in der Flankenhaut des Segmentum medianum reduziert und modifiziert sind, ist schon dargelegt.

Bei der Dorsoventralmuskulatur ist ein Unterschied zu machen zwischen dvm_1 und $_2$ und $ldvm_1$ und $_2$. Letztere setzen auf dem dorsalen Seitenrande an, erstere mehr oder weniger hoch auf dem medialen Tergum, einwärts von dlm_5. Die von Voss bei *Gryllus* im Anschluß an die vergleichende Anatomie des ersten Stadiums und der Imago gegebene Definition eines echten medialen Dorsoventralmuskels läßt

sich nur mit Vorbehalt auf die als mediale Dorsoventralmuskeln bei *Dixippus* bezeichneten Muskeln beziehen. Vor allem sind die Muskeln bei *Gryllus* trotz ihrer hohen morphologischen Bewertung nur im Embryonalstadium vorhanden, und verschwinden sofort mit dem Wegfall einer Funktion. Die Lagebeziehung zu dlm_5 stimmt bei beiden Tieren überein; doch bildet dlm_5 im ersten Stadium von *Gryllus* eine besonders abgeteilte laterale Gruppe, welche die Ansätze der lateralen Dorsoventralmuskulatur und der embryonalen medialen Dorsoventralmuskulatur streng voneinander scheidet. Bei *Dixippus* dagegen differenziert sich dlm_5 nicht als eine getrennte Untergruppe, sondern setzt in ununterbrochener Reihenfolge neben dlm_4 an. Voss gibt weiter an, daß mit dem Wegfall der embryonalen ventralen Dorsoventralmuskulatur eine Vereinheitlichung der dorsalen Längsmuskulatur zu einem zusammenhängenden, nicht mehr differenzierten Belag gegenüber den primären wohldifferenzierten Verhältnissen des ersten Stadiums eingetreten ist. Nun weist die Imago von *Dixippus* deutlich dem ersten Stadium von *Gryllus* ähnliche primäre Verhältnisse durch die Fünfteilung auf. Es dürfte deshalb die Annahme nicht von der Hand zu weisen sein, daß es sich hier auch um eine mediale Dorsoventralmuskulatur handelt, die sekundär in den Dienst der Atmung gestellt ist, zur Verstärkung der lateralen Dorsoventralmuskulatur. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung würde hier erst sicheren, vollen Aufschluß geben. So schematisch klare, wohldifferenzierte Verhältnisse wie bei *Gryllus* ergeben sich bei der Imago von *Dixippus* nicht. Deshalb sind dvm_1 und $_2$ nur ganz allgemein mit den embryonalen dvm_{1-2}, sowie $ldvm_1$ und $ldvm_2$ mit $ldvm_1$ und $_2$ bei *Gryllus* zu vergleichen.

pstm bei *Dixippus* ist identisch mit $pstm_6$ und *stm* bei *Gryllus*. *pm* (*Dixippus*) mit pm_{4-5} (*Gryllus*); ebenso entsprechen die *stim* einander. *Ia stm* (*Dixippus*) weist keine vollkommene Übereinstimmung mit *stm* bei *Gryllus* auf, da er nicht sternalpleural, sondern intrapleural ist, infolge der Einschiebung der Lateralregion des Segmentum medianum zwischen das zugehörige Tergum einerseits und die thoracale Seitenwand des Metathorax anderseits, wodurch er auch noch intersegmental wird.

Das normale Abdominalsegment hat 17 Muskeln, deren Zahl sich im Segmentum medianum auf 14 reduziert.

I. Dorsale Längsmuskulatur.

1. Mediale Gruppe $ldvm_1$—$ldvm_3$.
2. Laterale Gruppe $lvdm_4$ und $ldvm_5$.

II. Ventrale Längsmuskulatur.
  1. Mediale Gruppe vlm_{1-1a}, vlm_3.
  2. Laterale Gruppe vlm_2, vlm_3.

III. Mediane Dorsoventralmuskulatur: vorderer Muskel dvm_1, hinterer Muskel dvm_2 (Muskelbelag).

IV. Seitenmuskulatur.
  1. Laterale Dorsoventralmuskulatur: vorderer Muskel $ldvm_1$, hinterer Muskel $ldvm_2$ (Muskelbelag).
  2. Unterbrochene Seitenmuskulatur. Tergalpleuraler *pm* (Muskelbelag), sternalpleuraler *pstm*, intrapleuraler *stim*.

c. Metathorax.

Einzelbeschreibung der Muskeln.

(Taf. XVIII, Schema 2; Taf. XIX, Fig. 6, 7, 8, 9.)

Die Längsmuskulatur. Ventrale Längsmuskulatur.

1. *III ivlm.* Musculus metasterni. Doppelt intersegmentaler, medianpaariger ventraler Längsmuskel, ein kräftiger Muskel, der jederseits der hinteren Hälfte des medianen Teiles der Metapophyse und an der rechts und links von ihr abzweigenden Chitinleiste ansetzt. Die Fasern ziehen schräg naeh hinten, — die mediansten sind kürzer als die lateralen, — über das Sternum des ersten Abdominalsegmentes hinweg zum Vorderrande des zweiten Abdominalsternums; der Muskel dient der intersegmentalen Beweglichkeit der Segmente gegeneinander. Auch ist er durch den schrägen Verlauf der Fasern, deren Ansatz sich median an der Apophyse konzentriert, befähigt, als Rotator zu wirken. Anderseits ist durch die Anordnung der Fasern kein größerer Spielraum zur Funktionsentwicklung gegeben, und der Muskel verleiht dem Bezirk eine besondere Festigkeit.

Eine dorsale Längsmuskulatur fehlt.

Dorsoventralmuskulatur (mittlere mediale echte). Intersegmentalmuskel.

2. *III ism.* Musculus intersegmentalis dorsoventralis metathoracis. Intersegmentaler Dorsoventralmuskel, ein mäßig entwickelter Muskel, der am Seitenrande der paarigen Metapophyse ansetzt, zuinnerst über die Coxalmuskulatur hinwegzieht und mit divergierenden Fasern auf dem Seitenrande des Tergums des Segmentum medianum ansetzt. Seine Funktion ist die eines Rotator.

Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels.

3. *III* dvm_5. Musculus dorsoventralis quintus metathoracis trochanteris. Segmentaler Dorsoventralmuskel des Trochanter, ein kräftiger, parallel-faseriger Muskel, der auf dem medianen Tergum ansetzt und ventral mit einer Chitinsehne vorn am Trochanter endigt. Er ist ein Elevator trochanteris.

Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels.

4. *III* dvm_2. Musculus dorsoventralis secundus metathoracis coxae. Hinterer segmentaler Dorsoventralmuskel, ein gut entwickelter Muskel, der im medianen Bezirk des hinteren Tergums ansetzt und an breiter, kräftiger Sehne im Hinterwinkel endigt. Er ist ein Depressor coxae; ebenso wie der folgende:

5. *III* dvm_{3+4}. Musculus dorsoventralis tertius et quartus metathoracis coxae. Hinterer segmentaler Dorsoventralmuskel, ein mächtig entwickelter Muskel, der in langer schräger Ansatzfläche vor dvm_2 auf der Fläche des mittleren Tergums ansetzt, wie alle medianen Dorsoventralmuskeln durch einen intratergalen Muskelbelag vom tergalen Seitenrande getrennt. Er zieht nach hinten und endet mit dvm_2 an gemeinsamer Sehne im Hinterwinkel der Hüfte.

Seitenmuskulatur. Dorsoventrale Seitenmuskulatur.
Gruppe des vorderen episternalen Seitenmuskels.

6. *III* $ldvm_1$. Musculus dorsoventralis lateralis primus metathoracis. Segmentaler, episternaler, dorsoventraler Seitenmuskel, ein mächtiger Muskel, der in langer Ansatzlinie an der episternalen Leiste entlang läuft, die den thoracalen Seitenrand begleitet. Der Muskel beginnt etwas weiter nach vorn als dvm_{3+4} und endigt neben der Pleuralleiste. Die Fasern konvergieren seitlich an der breiten Sehne, die aus dem Trochantin herauswächst. Der Muskel ist ein kräftiger Elevator coxae.

7. *III* $ldvm_3$. Musculus dorsoventralis lateralis tertius metathoracis trochanteris. Segmentaler, episternaler, dorsoventraler Seitenmuskel, ein kräftiger Muskel, der den hinteren Teil des $ldvm_1$ verdeckt. Er setzt über $ldvm_1$ an der Leiste an, so daß die Fasern von $ldvm_1$ hier etwas zurückgedrängt werden. Die Fasern von $ldvm_3$ konvergieren und endigen mit dvm_5 an gemeinschaftlicher Sehne vorn am Trochanter. Er ist ebenfalls ein Elevator trochanteris.

Zur episternalen lateralen Dorsoventralmuskulatur gehört noch ein regelmäßiger Muskelbelag, der am Vorderrand des Episternum be-

ginnt und an der Leiste ansetzt, die den tergalen Seitenrand begleitet; er reicht bis zum Ansatz des *ldvm*$_1$, wo er dann sternalpleuraler Natur wird. Die Fasern enden auf dem sternalen Seitenrand und überbrücken die pleurale Falte, durch die das Episternum gegen das Sternum abgesetzt ist. Sie regeln die Beständigkeit dieser Falte und sind Atemmuskulatur. Ihre Kompression bewirkt, daß die durch die abdominalen Stigmen aufgepumpte Luft durch die thoracalen Stigmen wieder ausgepreßt wird.

Gruppe des hinteren epimeralen Seitenmuskels.

8. *III ldvm*$_2$. Musculus dorsoventralis lateralis secundus metathoracis. Segmentaler, epimeraler, hinterer, dorsoventraler Seitenmuskel; ein kräftiger, dicker, parallelfaseriger Muskel, der an der Leiste entspringt, die den thoracalen Seitenrand begleitet, unmittelbar hinter der Pleuralleiste. Er endigt in breiter Ansatzfläche neben dem Seitenwinkel der Hüfte an dem breiten leistenartigen Vorsprung des Hüftenrandes in die Coxalöffnung. Er ist ein Depressor coxae.

9. *III ldvm*$_{2a}$. Musculus dorsoventralis lateralis secundus metathoracis. Segmentaler, epimeraler, dorsoventraler, hinterer Seitenmuskel, ein mäßig entwickelter Muskel; er beginnt auf dem tergalen Seitenrande im hinteren Seitenrandswinkel da, wo kurz vorher die Längsleiste der thoracalen Seitenwand lateralwärts abgebogen ist, um der eingeschobenen Lateralregion des Segmentum medianum Platz zu machen und eine weichhäutige Falte die Grenze zwischen Metatergum und dieser Lateralregion bildet. Er zieht schräg nach hinten. Die Fasern konvergieren an einer Sehne, die unter *dvm*$_2$ neben dem Hinterwinkel der Hüfte inseriert. Er ist ebenfalls ein Depressor coxae.

Unterbrochene Seitenmuskeln. Sternalpleurale Seitenmuskulatur.

10. *III pm*$_5$. Musculus lateralis quintus metathoracis. Segmentaler, episternaler, vorderer, sternalpleuraler Seitenmuskel, ein kräftiger Muskel: er entspringt an der schrägen Chitinleiste, die sich auf der hinteren Fläche des Episternum befindet. Die Fasern inserieren an einer Seite der vom Trochantin kommenden breiten Sehne, deren andere Seite durch die Fasern von *ldvm*$_1$ gesäumt wird. Er ist ein Elevator coxae.

11. Sternalpleuraler Natur wird mit dem vorderen Ansatze des *ldvm*$_1$ auch der schon beschriebene vorn dorsoventrale Muskelbelag; seine Ansatzlinie verläßt die Leiste und läuft schräg über die epister-

nale Fläche bis vor die Chitinleiste, die pm_5 zum Ansatz dient. Die Endpunkte begleiten den sternalen Seitenrand. Die Funktion des Muskelbelags ist die bereits angegebene.

Tergalpleurale Seitenmuskeln.

12. Tergalpleurales Verhalten zeigt der intratergale regelmäßige Muskelbelag, der etwas vom Vorderrand des Segments entfernt beginnt und bis zum Segmentum medianum reicht. Die Fasern beginnen in langer Linie etwas entfernt vom tergalen Seitenrand, überbrücken eine dünnhäutige Falte und enden auf der Leiste, die den thoracalen Seitenrand begleitet. Dieser Belag dient ebenfalls zur Erhaltung der Beständigkeit der Falte und als Atemmuskulatur.

Sternale Beinmuskeln.

13. *III* bm_1. Musculus sternalis pedalis primus metathoracis. Segmentaler, sternaler Beinmuskel, ein mittelkräftiger Muskel, der am medianen Teile und auf der Außenseite des vorderen Seitenastes der Metapophyse ansetzt und im Vorderwinkel des Hüftrandes endigt.

14. *III* bm_3. Musculus sternalis pedalis metathoracis tertius. Segmentaler, sternaler Beinmuskel; ein ziemlich kräftiger Muskel, der hinter bm_1 am medianen Ast der Metapophyse ansetzt und ebenfalls hinter bm_1 am Innenrand der Hüfte inseriert. Beide Muskeln wirken als Elevatoren.

15. *III* bm_4. Musculus sternalis pedalis quartus metathoracis trochanteris. Segmentaler, sternaler Beinmuskel des Trochanter. Er setzt an am hinteren Rande der getrennt aufsitzenden Chitinzapfen der Metapophyse als breiter, kräftiger Muskel. Die Fasern konvergieren und inserieren an einer breiten Sehne zusammen mit dvm_5 und $ldvm_3$ vorn am Trochanter. Er wirkt als Elevator trochanteris.

16. *III* bm_2. Musculus sternalis pedalis secundus metathoracis. Ein dicker, kräftiger, gedrungener Muskel: segmentaler, sternaler Beinmuskel, der am Seitenrande des vorderen Teiles der Metapophyse in zwei Bündeln beginnt und am Hinterwinkel der Hüfte mit einer Sehne inseriert. Die Muskelfasern sind zweiteilig an der Sehne angeordnet; er ist ein Depressor der Hüfte und wirkt als Rückzieher und Senker des Beines, zieht das Bein nach unten und hinten.

17. *III zm*. Musculus sternalis furcae lateralis metathoracis. Segmentaler Sternalmuskel als Gabelseitenmuskel, nur

mäßig entwickelt. Er setzt am äußersten seitlichen Ende der paarigen Apophyse an, verläuft parallelfaserig bis in die vordere Ecke des Epimerum, unmittelbar neben dem oberen Ende der Pleuralleiste. Der Muskel stellt die Verbindung zwischen Apophyse und Apodem her und dient dadurch der Verfestigung des ganzen Muskelkomplexes.

Eine Zusammenstellung der Muskulatur des Metathorax ergibt folgende Übersicht:

I. Längsmuskulatur.
   1. Dorsale Längsmuskulatur fehlt.
   2. Ventrale Längsmuskulatur *III ivlm*.

II. Dorsoventralmuskulatur (echte mediale).
   1. Intersegmentaler Muskel *III ism*.
   2. Segmentale Muskeln:
      a) Vorderer episternaler *III* dvm_5 an den Trochanter,
      b) hinterer epimeraler *III* dvm_2 und *III* dvm_{3+4} an den Hüftrand.

III. Seitenmuskulatur.
   1. Lateral dorsoventrale Muskeln:
      a) Intersegmentaler Muskel fehlt.
      b) Segmentale Muskeln.
         aa) Vorderer episternaler *III* $ldvm_1$ an den Trochantin, *III* $ldvm_3$ an den Trochanter, Muskelbelag.
         bb) Hinterer epimeraler *III* $ldvm_2$ und *III* $ldvm_{2a}$ an den Hüftrand.
   2. Unterbrochene Seitenmuskulatur:
      a) Sternalpleurale: *III* pm_5 an den Trochantin, Muskelbelag.
      b) Tergalpleurale: fehlt.
      c) Intratergale: Muskelbelag.

IV. Sternale Beinmuskulatur: *III* bm_1, *III* bm_3 an den Vorderwinkel, *III* bm_2 an den Hinterwinkel der Hüfte, *III* bm_4 an den Trochanter, *III zm* als Gabelseitenmuskel.

Vergleichung und Morphologie des Metathorax mit Berücksichtigung der Verhältnisse bei Gryllus domesticus.

Die ventrale Längsmuskulatur.

Im Gegensatz zu der wohldifferenzierten ventralen Muskulatur des Abdomens und zu der reichen Entwicklung und Differenzierung derselben bei *Gryllus* weist *Dixippus* im Metathorax nur einen einzigen, paarigen, ventralen Längsmuskel auf (vlm_1), der infolge des Anschlusses

des ersten Abdominalsternums an das Metasternum ersteres übergeht und auf dem Vorderrande des zweiten Abdominalsternums endigt. Die Anordnung der Muskelfasern an der Apophyse, ihr Verlauf, — die Fasern des medianpaarigen Muskels würden sich in der Verlängerung nach vorn kreuzen, — bewirken neben der intersegmentalen Verschiebbarkeit der Segmente gegeneinander, zugleich eine kräftige Verfestigung. Auch verleiht die mediane Konzentration an der Apophyse den mächtigen Muskeln ein kräftiges Widerlager. Die seitliche Verbindung der Segmente von einem solch festen Punkte aus erhöht die intersegmentale Bewegungsmöglichkeit.

Dorsale Längsmuskulatur.

Eine dorsale Längsmuskulatur ist nicht vorhanden. Diese Tatsache liefert den Beweis, daß mit dem Fortfall einer Funktion auch die Muskulatur verschwindet. Die Muskulatur zur intersegmentalen Verbindung erscheint überflüssig, da Metatergum und Tergum des Segmentum medianum vollständig verschmolzen sind, und keinerlei Verschiebbarkeit vorhanden ist. Bei der Imago von *Gryllus domesticus*, wo die Vereinigung der beiden Terga nicht so weit fortgeschritten ist und im seitlichen Bezirk eine gewisse Beweglichkeit gegeneinander besteht, findet sich auch dort eine seitliche intersegmentale Längsmuskulatur. Mit dem Fehlen der Flügel ist weiterhin auch der Mangel, der einer indirekten Flugmechanik dienenden Längsmuskulatur bei geflügelten Formen verbunden. Ähnliches konstatiert LENDENFELD (Der Flug der Libellen, 1881, S. 344) von den Libellen. Es fehlt ihnen mit dem Mangel einer indirekten Flugmechanik der indirekte Senker der Flügel, der dorsale thoracale Längsmuskel.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

Der intersegmentale *ism*, homolog dem gleichnamigen Muskel bei *Gryllus*, hat ebenso wie in der Imago von *Gryllus* nur eine geringe Bedeutung als Rotator abdominis in Anbetracht der geringen Beweglichkeit des Bezirks infolge des festen Anschlusses des Abdomens an den Thorax. Seine Funktion erstreckt sich der Hauptsache nach auf die Annäherung der tergalen und sternalen Region.

Die Gruppe des vorderen episternalen Dorsoventralmuskels ist bei *Dixippus* nur durch den Trochanteranteil dvm_5 vertreten. Bei *Gryllus* ist diese Gruppe mit drei Muskeln ausgebildet: dem Stammuskel[1]

---

[1] Stammuskeln sind primäre Muskeln, von denen durch Differenzierung andre Muskeln abzuleiten sind.

dvm$_6$, dem indirekten Flugmuskel *dvm*$_1$ und dem Trochanteranteil *dvm*$_5$, der auch in den Dienst der Flügelbewegung tritt, und als Beinmuskel funktionell durch *bm*$_4$ ersetzbar ist. Sämtliche Muskeln sind bereits im ersten Stadium von *Gryllus* vorhanden und zwar schon in der typischen tergalen Anordnung. Nur weist der indirekte Flugmuskel *dvm*$_1$ eine bedeutend geringere Stärke auf. Die Muskulatur ist also übereinstimmend mit der Flügelanlage bereits entwickelt. Die späteren Flügelmuskeln erfahren nur ebenso wie die Flügel selbst eine quantitative Zunahme. Bei *Dixippus* fehlt der Stammuskel *dvm*$_6$, samt dem indirekten Flugmuskel *dvm*$_1$. Der Trochantinanteil *dvm*$_5$, bei *Gryllus* auch Flügelmuskel, ist dagegen samt seinem Vertreter als Beinmuskel *bm*$_4$ erhalten. In den folgenden Thoracalsegmenten ist der Stammmuskel *dvm*$_6$ vorhanden, dagegen fällt *bm*$_4$ aus. Daß *bm*$_4$ für *dvm*$_5$ eintreten kann, wird durch Voss auch bei *Gryllus* angegeben. Voss nimmt ferner die Ableitung des *dvm*$_5$ von *dvm*$_6$ an. Deshalb kann leicht ein *dvm*$_5$ für einen wegfallenden *dvm*$_6$ ersatzweise eintreten. Der von der Flügelbewegung befreite Trochanteranteil ist demnach im Metathorax statt des Stammuskels erhalten geblieben, und *bm*$_4$ und *dvm*$_5$ erfüllen die Funktion als Elevatores coxae, die in den andern Segmenten durch *dvm*$_{6(1)}$ und *dvm*$_5$ ausgeübt wird, ein Beweis dafür, wie leicht Muskeln einfach ausfallen und durch Muskeln andrer Kategorien vertreten werden können, ein Beleg ferner für das Prinzip des »elektiven Fortfalls« unnötiger Muskeln, für die Beschränkung auf ein notwendiges Minimum, das auch bei den auf höherer Organisationsstufe stehenden Insekten Anwendung findet. So zeigen selbst Fliegen und Bienen trotz komplizierter, kinematischer Vorgänge höchste Sparsamkeit der Muskulatur. Die tergale Ansatzstelle des *dvm*$_5$ weist bei *Dixippus* gegenüber *Gryllus* einen tiefgreifenden Unterschied auf. Bei *Gryllus* ist *dvm*$_5$ auch tergal als vorderer Muskel charakterisiert und setzt so vorn auf dem Tergum am Präscutum an, zieht dieses als Flügelmuskel herunter, bei *Dixippus* dagegen beginnt er auf dem hinteren Tergum, unmittelbar hinter dem letzten medianen Dorsoventralmuskel der hinteren Gruppe. Dieser Ansatz zeigt an, daß die für geflügelte Segmente typischen dorsalen Ansatzstellen der Muskulatur hier nicht mehr bestehen, und zugunsten der besonderen Beanspruchung der Beinkinematik umgestaltet sind.

Die hintere Gruppe umfaßt bei *Dixippus* zwei tergal gesonderte, doch ventral an einer Sehne vereinigte Muskeln, den hinteren *dvm*$_2$ und das vordere Bündel *dvm*$_{3-4}$; verglichen mit *Gryllus* finden sich bei der Imago drei wohldifferenzierte Bündel; bei der Larve dagegen

sind mit dem Mangel einer Flugfunktion dvm_3 und dvm_4 tergal undeutlicher differenziert. Der tergale Ansatz von dvm_{3-4} weist ebenfalls prinzipielle Unterschiede gegenüber den typischen Ansatzstellen bei *Gryllus* auf. Das mächtige Bündel des dvm_{3-4} dehnt sich trotz seines Charakters als hinterer Dorsoventralmuskel weit nach vorn auf der tergalen Fläche aus, den dvm_5 mit seinen letzten Fasern bedeckend. Es zeigt sich tergal eine vollständige Umgestaltung der Lagebeziehungen der medialen Dorsoventralmuskulatur. Sie ist unabhängig von einer Beeinflussung durch Flügel, nur durch die Beinkinematik bestimmt. Dies erläutert das Ergebnis von Voss, daß gerade die typischen Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen bei *Gryllus* als ein Hinweis auf die Anlage der Flügel zu gelten haben.

Die beiden Gruppen der vorderen bzw. hinteren medialen Dorsoventralmuskeln entsprechen ganz allgemein den vorderen bzw. hinteren abdominalen medialen Dorsoventralmuskeln.

Die laterale Dorsoventralmuskulatur

teilt sich übereinstimmend mit dem Abdomen in eine vordere und eine hintere Gruppe. Sie ist, soweit sie sich auf die Beinbewegungen bezieht, im episternalen und epimeralen Bezirk in je zwei Muskeln differenziert, was auf die gleichmäßige Beanspruchung beider Bezirke durch die Beinkinematik schließen läßt.

Die episternale Beinmuskulatur umfaßt einen Trochantermuskel $ldvm_3$ und einen Anteil des Trochantin $ldvm_1$. Beide Muskeln entsprechen den gleichnamigen bei *Gryllus domesticus*, der im episternalen Bezirk außer diesen beiden noch einen Anteil des Hüftrandes $lvdm_4$, unmittelbar neben dem Hüftgelenk, und einen zweiten Anteil des Trochantin $ldvm_{1a}$ hat. $ldvm_1$ und $ldvm_{1a}$ leitet Voss von dem primären Beinmuskel $ldvm_4$ ab. Die Elevatoren $ldvm_4$ und $ldvm_3$ sind bei *Gryllus* in allen thoracalen Segmenten einschließlich des Prothorax vorhanden. Die Flügelmuskeln $ldvm_1$ und $ldvm_{1a}$ sind nur in den flügeltragenden Segmenten ausgebildet, auch schon im ersten Stadium entwickelt, doch im Mesothorax noch einheitlich. Bei *Dixippus* ist in dem Muskel der Präcoxalplatte $ldvm_1$ mit seiner besonders kräftigen Sehne demnach der primäre Stammuskel $ldvm_4$ des Hüftgelenks zu erkennen, der bei Ablösung des Trochantin diesem gefolgt ist, wodurch er eine beweglichere Artikulation erlangt hat. Ein Mitgeben von Muskeln bei Ablösung eines Sklerits ist eine häufig wiederkehrende Erscheinung.

Der epimerale Bezirk ist in gleicher Weise an der lateralen Dorsoventralmuskulatur beteiligt, während bei *Gryllus* hierin der epimerale

Bezirk gegen den episternalen zurücktritt. *$ldvm_2$* und *$ldvm_{2a}$* sind dem *$ldvm_2$* bei *Gryllus* homolog. Die Zweiteilung des *$ldvm_2$* und Verteilung des Ansatzes jederseits des Hinterwinkels der Hüfte hängt mit der Ausgestaltung verschieden gerichteter, kinematischer Funktionen der Beinmechanik zusammen. Bei *Gryllus* ist die Beinkinematik im Metathorax der Imago weniger an laterale, epimerale Dorsoventralmuskulatur geknüpft, da *$ldvm_2$* dort Flügelmuskel wird, und sternale Beinmuskulatur für ihn eintritt.

Der lateral-dorsoventrale Muskelbelag dient zur Erhaltung der Beständigkeit der Falten, ist eine Stütze der Lateralregion und wirksam als Atemmuskulatur. Er ist infolge der speziellen morphologischen Verhältnisse, nämlich der Längenausdehnung des Segmentes, eine physiologische Notwendigkeit. Im Metathorax ist klarer und bestimmter als im Abdomen eine scharfe Trennung der tergalen Ansatzstellen der medialen Dorsoventralmuskulatur einerseits und der lateralen Dorsoventralmuskulatur anderseits durchgeführt. Erstere setzt auf dem medialen Tergum, letztere insgesamt an der Leiste an, die den Rand der thoracalen Seitenwand begleitet, *dvm_{2a}* in der Verlängerung der ursprünglichen Richtung derselben auf der Falte zwischen Metatergum und Lateralregion des Segmentum medianum. Zwischen beiden liegt der intratergale Muskelbelag, der den Raum eines dorsalen Längsmuskels *dlm_5* einnimmt und die Trennung markiert, die bei *Gryllus* durch die Flügelanlage bewirkt wird.

Die Dorsoventralmuskeln zeichnen sich zum Teil durch besonders lange Ansatzflächen aus, vor allem *dvm_{3-4}* und *$ldvm_1$*; diese beiden Muskeln, der erstere ein Depressor, der zweite ein Elevator der Hüfte, erstrecken sich fast gleichweit in den vorderen Teil des Segmentes hinein. Wie schon erwähnt, gehört ersterer ventral zur hinteren Gruppe der medialen Dorsoventralmuskulatur. Durch die besonderen morphologischen Verhältnisse bei *Dixippus* ist es erklärlich, daß zwei Antagonisten in übereinstimmend mächtiger Entwicklung den ganzen Muskelkomplex der Beinkinematik und den mittleren Segmentbezirk in großer Ausdehnung beherrschen, indem sie eine der ungewöhnlichen Längenentwicklung des Segments entsprechende Ansatzfläche als kräftiges Widerlager besitzen. Deshalb erfolgte eine tergale Verschiebung der Ansatzfläche eines hinteren Dorsoventralmuskels nach vorn.

Unterbrochene Seitenmuskulatur.

Sie weist nur ein einfaches sternalpleurales Muskelbündel *pm_5* auf, übereinstimmend mit dem Prothorax bei *Gryllus domesticus*. Der

Zerfall desselben in mehrere Bündel in den flügeltragenden Segmenten ist demnach eine mittelbare Folge flügelmechanischer Beanspruchung; der sternalpleurale, sowie der intratergale Muskelbelag finden dieselbe morphologische Deutung wie der lateral-dorsoventrale (vgl. S. 766). Sie zeigen, daß die Muskulatur innerhalb der prinzipiellen Kategorien überall dort eine Zerlegung erfährt, wo besondere Beanspruchung die Anwesenheit besonderer Muskeln erfordert. Intratergale differenzierte Muskelbündel hingegen fehlen mit dem Mangel einer Funktion. Sie dienen bei *Gryllus* (Larve) zur Sicherung der Flügelanlage, bei der Imago als Flügelmuskeln. Die im Abdomen vorhandene Kategorie einer Tergalpleuralmuskulatur ist bei *Dixippus* im Metathorax nicht vertreten, da die morphologischen Verhältnisse eine solche überflüssig zu machen scheinen. Sie knüpft bei *Gryllus* hauptsächlich an Differenzierungen des Skeletts wie Präsegmentallamellen, Flügelgelenkplatten an, wie sie durch die Anlage von Flügeln bedingt sind.

Die sternale Beinmuskulatur

umfaßt vier, den gleichnamigen bei *Gryllus* homologe Muskeln und ist weniger entwickelt als dort, da sie bei *Gryllus* für die in den Dienst der Flügel getretenen Dorsoventralmuskeln eintreten muß, während sie bei *Dixippus* in ihrer Funktion als Beinmuskulatur die Dorsoventralmuskeln nur ergänzt.

d. Mesothorax II.

Taf. XVIII, Schema 2; Taf. XIX, Fig. 6, 7, 10, 11.)

Ventrale Längsmuskulatur.

1. *II vlm.* Musculus mesosterni. Intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel, ein deskriptiv interessanter Muskel; er setzt mit breiter, unregelmäßiger Ansatzfläche unmittelbar neben der Medianlinie auf dem Hinterrande des Sternums an. Der Muskel hat konische Form. Die Fasern konvergieren an einer Sehne, die sich vorn napfförmig verbreitert. Diese Sehne ist die längste, die bei *Dixippus* vorkommt; breit und kräftig zieht sie nach hinten über die ganze Länge des metathoracalen Sternums und endet hinten an der getrennt aufsitzenden Gabelapophyse. Der Muskel regelt die sternale Verschiebbarkeit des mit sehr tiefer Intersegmentalfalte verbundenen Meso- und Metasternums gegeneinander.

Dorsale Längsmuskulatur.

2. *II* dlm_1. Musculus mesonoti primus. Intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel. Er inseriert unmittelbar neben

der Medianlinie auf der mesotergalen Fläche; ein flacher, im ganzen Verlauf gleichbreiter Muskel, dessen Fasern sich zur Medianlinie hin verkürzen, endigt auf dem Vorderrande des Metatergums.

3. *II* dlm_2. Intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel. Er setzt auf der Fläche des Mesotergums mit abgerundeter Kuppe an, ist flach und schmal, fast doppelt so lang als dlm_1, verläuft parallel zur Medianlinie, lateral vom vorigen, sich verjüngend in eine kurze Chitinsehne aus auf dem Vorderrande des Metatergums.

4. *II* dlm_3. Musculus mesonoti tertius. Medianpaariger, dorsaler, intersegmentaler Längsmuskel. Er verläuft lateralwärts unmittelbar neben und parallel zu dlm_2, etwas länger als dlm_1, ist ein flacher Muskel, im Verlauf gleichbreit, inseriert auf der Fläche des Tergums mit lateralwärts kürzeren Fasern und endigt auf dem Vorderrande des Metatergums.

5. *II* dlm_4. Musculus mesonoti quartus. Medianpaariger, dorsaler, intersegmentaler Längsmuskel, der lateralste und kürzeste, inseriert auf der Tergumfläche, verläuft gleichbreit etwas schräg seitwärts und endigt neben den anderen. Die dorsalen Längsmuskeln nähern die Segmente dorsal einander und dienen der intersegmentalen Bewegung und Festigung.

Dorsoventralmuskulatur (mittlere, mediale echte).
Intersegmentale Muskulatur.

6. *II ism.* Musculus dorsoventralis, intersegmentalis mesothoracis. Intersegmentaler Dorsoventralmuskel. Der kräftige Muskel setzt mit einer Sehne an, zu der sich die vorn gabelförmige Mesapophyse an beiden Enden auszieht. Er endigt am seitlichen Vorderrande des Metatergums. Als Rotator dreht er Meso- und Metathorax zueinander.

7. *II* ism_2. Musculus dorsoventralis secundus intersegmentalis mesothoracis. Intersegmentaler Dorsoventralmuskel, ein gut entwickelter Muskel, der an dem seitlichen Ende der Leiste, der die Apophyse aufsitzt, beginnt, und neben *ism* auf dem seitlichen Vorderrande des Metatergums endet. Er ist ebenso wie der vorhergehende Muskel ein Rotator. Beide sind sehr wirksam dadurch, daß sowohl ihr Punctum fixum, als auch ihr Punctum mobile kräftige Chitinleisten sind. Bei gleichzeitiger Kontraktion der Muskeln wird die Beständigkeit der Lagebeziehungen der in Frage kommenden Segmente gewahrt.

Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels.

8. *II* $dvm_{6(1)}$. Musculus mesothoracis dorsoventralis sextus. Segmentaler, vorderer, dorsoventraler Muskel. Ein mäßig entwickelter Muskel, der auf der Fläche des medialen Tergums ansetzt. Die Fasern konvergieren in einer längeren für diesen primären Stammmuskel typischen Sehne am Vorderwinkel der Hüfte.

9. *II* dvm_5. Musculus dorsoventralis quintus mesothoracis. Segmentaler, vorderer Dorsoventralmuskel, der ebenfalls auf der Fläche des medialen Tergums beginnt, hinter $dvm_{6(1)}$. Er endigt an einer kräftigen Sehne vorn am Trochanter, ist wie der vorhergehende ein Elevator und zwar ein Elevator trochanteris.

Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels.

10. *II* dvm_2. Musculus dorsoventralis secundus mesothoracis. Segmentaler hinterer Dorsoventralmuskel. Er setzt auf der medialen Fläche des Tergums an als letzter der medialen *dvm*, unmittelbar neben dlm_4. Die Fasern konvergieren und endigen an einer kräftigen Sehne, die vom Hinterwinkel des Hüftrandes kommt.

11. *II* dvm_{3-4}. Musculus dorsoventralis tertius mesothoracis. Segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel, ein mächtig entwickelter Muskel, der bei weitem größte und kräftigste aller medialen *dvm*. Er inseriert auf der Fläche des Tergums, beginnend neben dlm_1; von dort zieht die Ansatzfläche schräg lateralwärts und nach vorn bis zum intratergalen Muskelbelag. Die Fasern konvergieren und endigen mit dvm_2 gemeinsam an der kräftigen Sehne, die vom Hinterwinkel der Hüfte kommt. Tergal ist eine undeutliche Sonderung in zwei Bündel vorhanden. Beide Muskeln sind Depressores coxae.

Seitenmuskulatur, laterale Dorsoventralmuskulatur.
Intersegmentaler Dorsoventralmuskel.

12. *II ildvm.* Musculus dorsoventralis lateralis intersegmentalis mesothoracis. Intersegmentaler, lateraler Dorsoventralmuskel, ein kräftiger, dreieckiger Muskel, der mit breiter Fläche, ziemlich unregelmäßig am seitlichen Hinterrande des Mesothorax ansetzt; die dem Tergum zugewandten Fasern sind die längsten. Lateral verkürzen sie sich immer mehr, so daß die an die vordere Ansatzlinie lateral angrenzende Dreieckseite die Insertionslinie an der Falte ist, in welche die Längsleiste *ap* der thoracalen Seitenwand nach vorn ausläuft. Der Muskel funktioniert als Rotator. Doch dient er vor allem

zur Verfestigung des mesosternalen Hinterrandes mit dem metathoracalen Tergum.

Gruppe des vorderen lateralen Dorsoventralmuskels.

13. *II* $ldvm_1$. Musculus lateralis primus mesothoracis. Segmentaler, episternaler, dorsoventraler Seitenmuskel; ein außergewöhnlich kräftiger Muskel, dessen Ansatzlinie vom hinteren episternalen Seitenrand beginnend, eine weite Strecke nach vorn zieht, und noch etwas über die von $ldvm_{3+4}$ hinausreicht. Die Fasern konvergieren einseitig an kräftig breiter Sehne des Trochantin. Er ist ein Elevator coxae.

14. *II* $ldvm_3$. Musculus dorsoventralis lateralis tertius mesothoracis. Segmentaler, episternaler, vorderer Seitenmuskel; ein sehr kräftiger Muskel, der in ziemlich langer Ansatzlinie auf der Leiste *ap* ansetzt, welche die Grenze zwischen Tergum und Episternum bildet; $ldvm_1$ teilweise deckend; die Fasern konvergieren an einer breiten Sehne zugleich mit dvm_5 vorn am Trochanter. Der Muskel ist ein Elevator trochanteris.

Zur episternalen vorderen Gruppe der *ldvm* gehört noch ein regelmäßiger Muskelbelag, der zwischen dem vorderen Ansatze des $ldvm_1$ und dem hinteren Ansatz des *I ildvm* dorsoventral ist, von der Falte, die am tergalen Seitenrande entlang zieht, zur Falte, die den sternalen Seitenrand begrenzt, verläuft. Er ist eine Stütze der Lateralregion, dient zur Erhaltung der Beständigkeit der Falten und als Atemmuskulatur.

Gruppe des hinteren lateralen Dorsoventralmuskels.

15. *II* $ldvm_2$. Musculus dorsoventralis lateralis secundus mesothoracis. Segmentaler, epimeraler, dorsoventraler Seitenmuskel, ein dickes, kräftiges Muskelbündel, das in dem Winkel ansetzt, den die tergale Leiste der thoracalen Seitenwand mit dem oberen Ende der Pleuralleiste bildet. Der Muskel endigt neben dem Hinterwinkel der Hüfte am Hüftrand, der hier in die Coxalöffnung vorspringt, als Depressor coxae.

16. *II* $ldvm_{2a}$. Musculus dorsoventralis lateralis secundus mesothoracis. Segmentaler, epimeraler, dorsoventraler Seitenmuskel, ein mittelkräftiger Muskel. Er beginnt auf dem hinteren Seitenrande des Tergums und zieht, eine weichhäutige Falte, die Epimerum und Tergum verbindet, überbrückend zur Hüfte, wo er neben dem Coxalrand hinter der Pleuralleiste ansetzt. Dieser Muskel ist ein De-

pressor coxae, allerdings nicht besonders wirksam, da seine Artikulation mit dem Hüftrand nicht sehr fest ist. Weiterhin regelt er die Beständigkeit der Falte, die Epimerum und Tergum voneinander trennt.

Unterbrochene Seitenmuskulatur.

17. Intratergaler Muskelbelag von pleuraltergalem Verhalten säumt die ganze Länge des mesotergalen Seitenrandes ein, zieht von der Fläche des Tergums zur Längsleiste, welche den thoracalen Seitenrand begleitet und weiterhin zu der Falte, in welcher diese Leiste verlöscht. Seine Aufgabe ist die Erhaltung der Beständigkeit der Falten, die Stütze der langen Seitenwand und Atemfunktion. Seine Kompression treibt die Luft, die durch die abdominalen Stigmen aufgepumpt wird, durch die thoracalen aus.

18. Sternalpleural wird der laterale Dorsoventralmuskelbelag unter *I ildvm* und *II* $ldvm_1$. Er setzt auf der Fläche des Episternum auf im Chitin kenntlicher Stelle an, zieht zum sternalen Seitenrand und reicht bis dahin, wo eine Einschnürung des Sternums erfolgt. Seine Aufgabe ist bei der Erwähnung seines im mittleren Bezirk dorsoventralen Verhaltens angegeben.

Sternale Beinmuskulatur.

19. *II* bm_1. Musculus sternalis pedalis primus mesothoracis. Segmentaler, sternaler Beinmuskel, ein mittelkräftiger Muskel, der am medialen Teil der Mesapophyse ansetzt und, nachdem die Fasern sich konvergiert haben, im Vorderwinkel des Hüftrandes endigt. Er ist ein Elevator coxae, ebenso wie der folgende.

20. *II* bm_3. Musculus sternalis pedalis tertius mesothoracis. Segmentaler sternaler Beinmuskel, ein mittelkräftiger Muskel; er inseriert an der unteren Hälfte der medialen Leiste der Mesapophyse und endigt, nachdem die Fasern sich vereinigt haben, auf dem Innenrande der Hüfte hinter dem Vorderwinkel, einige Fasern schon vorher auf der Falte, die sich über den sternalen Seitenrand legt.

21. *II* bm_2. Musculus sternalis pedalis secundus mesothoracis. Segmentaler, sternaler Beinmuskel, ein kräftiger Muskel, zweiteilig, der breit im ganzen Verlauf der medialen Leiste der Mesapophyse ansetzt und mit kurzer Sehne am Hinterwinkel der Hüfte inseriert. Dieser Muskel dient als Depressor.

22. *II zm*. Musculus sternalis furcae lateralis mesothoracis. Segmentaler Sternalmuskel als Gabelseitenmuskel, nur mäßig entwickelt. Er entspringt am seitlichen Ende der vorn gabelförmigen

Mesapophyse und endigt am oberen Ende der Pleuralleiste. Er stellt die Verbindung zwischen Apodem und Apophyse her, eine Stütze für die sternale Beinmuskulatur. Doch ist er nicht kräftig genug, um eine sehr wirksame sternalpleurale Festigung zu bedeuten.

Übersicht.

I. Längsmuskulatur.
   1. Dorsale Längsmuskulatur.
      a) Mediale *dlm*: *II* dlm_1—dlm_3.
      b) Laterale *dlm*: *II* dlm_4.
   2. Ventrale Längsmuskulatur: *II vlm*.

II. Dorsoventralmuskulatur (mediale).
   1. Intersegmentale: *II ism*, *II* ism_2.
   2. Segmentale Muskulatur:
      a) Vordere episternale Gruppe: *II* $dvm_{6(1)}$ an den Hüftrand, *II* dvm_5 an den Trochanter.
      b) Hintere epimerale Gruppe: *II* dvm_2 und *II* dvm_{3-4} an den Hüftrand.

III. Laterale Muskulatur.
   1. Laterale Dorsoventralmuskulatur.
      a) Intersegmentaler *II ildvm*.
      b) Vordere episternale Gruppe: *II* $ldvm_1$ an den Trochantin, *II* $ldvm_3$ an den Trochanter. Muskelbelag.
      c) Hintere epimerale Gruppe: *II* $ldvm_2$ und *II* $ldvm_{2a}$ an den Hüftrand.
   2. Unterbrochene Seitenmuskulatur.
      a) Intratergaler Muskelbelag.
      b) Sternalpleuraler Muskelbelag.
      c) Stigmenmuskel.

IV. Sternale Beinmuskulatur: *II* bm_1—bm_3, *zm*.

Vergleichung und Morphologie des Mesothorax mit Berücksichtigung der Verhältnisse von Gryllus domesticus.

Die ventrale Längsmuskulatur

ist ebenso wie im Metathorax im Gegensatz zu einer größeren Gliederung im Abdomen und bei *Gryllus domesticus* durch einen einzigen paarigen Längsmuskel vertreten. Mit dem Fehlen genügender Ansatzflächen, wie sie bei *Gryllus* die wohlentwickelten Apophysen bilden, an denen eine wohlgegliederte und reich entwickelte ventrale Längsmuskulatur ansetzen kann, fällt der Mangel einer Zerlegung zusammen.

Dorsale Längsmuskulatur.

Die dorsale Längsmuskulatur weist deutlich abdominale Verhältnisse auf, die nur wenig modifiziert sind. Zunächst zeigen sämtliche Muskeln übereinstimmend mit der Entwicklung des Segmentes selbst eine besondere Länge, vor allem dlm_2. dlm_1 ist unverdeckt, medial von dlm_1 angeordnet und steht dlm_3, dem dritten Muskel der medialen Gruppe, nur wenig an Länge nach. Die laterale Gruppe ist nur durch dlm_4 vertreten; der dlm_5 fehlt. Die dorsale Längsmuskulatur ist also in der typischen Vierzahl vorhanden, wie bei *Gryllus* im Meta- und Mesothorax. Sie dienen alle vier der intersegmentalen Verbindung und setzen an der einheitlichen Tergalplatte an, eine Bezugnahme auf Phragmen, Präsegmentallamellen ist natürlich nicht vorhanden. Die von Voss bei *Gryllus* im Abdomen und Thorax zugrunde gelegte Einteilung in eine mediale Gruppe dlm_{1-4} und eine laterale dlm_5, erstere wieder in zwei Gruppen geteilt, ist im Mesothorax von *Dixippus* ebensowenig wie im Abdomen nachweisbar. Doch fehlt der fünfte dorsale Längsmuskel übereinstimmend bei beiden Tieren. Er ist durch die Beanspruchung des seitlichen Tergums durch die Beinkinematik verdrängt worden, des Bezirkes, den bei *Gryllus* die Flügelanlage einnimmt und der bei *Dixippus* durch den intratergalen Muskelbelag ausgefüllt wird. dvm_2 tritt dicht an dlm_4 heran. Die dorsale Längsmuskulatur erweckt in ihrer besonderen Schlankheit den Eindruck, als sei sie durch die Dorsoventralmuskulatur median zusammengepreßt.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

Die Entwicklung, Differenzierung und Anordnung der dorsoventralen Muskulatur zeigt mit den metathoracalen Verhältnissen die größte Übereinstimmung. Deshalb gilt das vom Metathorax Gesagte auch vom Mesothorax. Nur die Abweichungen seien hervorgehoben und besprochen. Gegenüber dem einfachen Intersegmentalmuskel des Metathorax von *Dixippus*, der sämtlichen Thoracalsegmente von *Gryllus*, zeigt der mediale Intersegmentalmuskel bei *Dixippus* im Mesothorax eine Zweiteilung. Eine solche Zweiteilung steht nicht allein da. Sie ist in der Halshaut von *Gryllus*, einem Bezirk, dem die Muskulatur hohe rotatorische Beweglichkeit verleihen muß, ebenfalls vorhanden. Das Erfordernis einer erhöhten rotatorischen Beweglichkeit ist bei *Dixippus* ebenfalls für die Teilung maßgebend gewesen. Die langen einheitlichen starren Segmentbezirke machen bei ihrem beweglichen Zusammentreffen eine erhöhte rotatorische Bewegungsfreiheit nötig.

Zugleich gewährleisten die beiden Muskeln bei gleichzeitiger Kontraktion die Erhaltung der Lagebeziehung der beiden Segmente zueinander. Zu den beiden medialen Intersegmentalmuskeln tritt noch ein lateraler intersegmentaler Dorsoventralmuskel hinzu, der einmal ihre Funktion unterstützt und erweitert, anderseits aber auch durch seine Form und die Art seiner Insertion eine Stabilität bewirkt, die in Skelett- und Muskelverhältnissen bei *Dixippus* vielfach bestimmend ist. Sie ist bedingt sowohl durch die Form des Körpers, als auch durch die eigentümlichen physiologischen Erscheinungen der Tiere. Bei Annäherung einer Gefahr fallen sie sofort in den sog. kataleptischen Zustand, indem sie unbeweglich, leblos, einem Zweigstücke ähnlich, mit fest an die Flanken angeschmiegten Gliedmaßen stundenlang verharren. Wenn auch die einzelnen bedingenden Muskelelemente für solche kataleptischen Zustände nicht für sich erkannt werden können, so sind jedoch, wie aus diesen Ausführungen hervorgeht, verschiedene Besonderheiten in der Muskeldifferenzierung und -anordnung damit in Verbindung zu bringen.

Die segmentale mediale Dorsoventralmuskulatur weist in der vorderen, episternalen Gruppe die Muskeln $dvm_{6(1)}$ und den Trochantermuskel dvm_5 auf, in der hinteren epimeralen Gruppe dvm_2 und dvm_{3+4}. Sämtliche Muskeln sind den gleichnamigen bei *Gryllus* homolog. Der im Metathorax fehlende dvm_6 findet sich im Mesothorax vor; dagegen fehlen dort zwei Muskeln, Elevatoren der Hüfte, die andern Kategorien angehören, nämlich der sternale Beinmuskel bm_4, der bei *Gryllus* in den flügeltragenden Segmenten ebenfalls für einen medialen Dorsoventralmuskel dvm_5 als Elevator der Hüfte einspringt, nachdem dieser sekundär in den Dienst der Flügel gestellt wird, und der sternalpleurale pm_5, ein Beweis wiederum, mit welcher Willkür Muskeln der einen Kategorie ausfallen und durch Muskeln einer andern Kategorie vertreten werden können. Tergal ist übereinstimmend mit dem Verhältnis im Metathorax und im Gegensatze zu *Gryllus* die ventrale Sonderung in eine vordere und eine hintere Gruppe nicht durchgeführt. Die Ansatzstellen von dvm_6 und dvm_5 finden sich unter dem hinteren Teil von dvm_{3+4}, und die beiden Muskeln der hinteren Gruppe nehmen gleichsam die beiden tergalen Ansatzstellen der vorderen Gruppe zwischen sich. Die medialen Dorsoventralmuskeln sind mit ihren Ansatzstellen auf dem medialen Tergum durch einen intratergalen Muskelbelag, der die Stelle des fehlenden dlm_5 einnimmt, scharf getrennt von der

Lateralen Dorsoventralmuskulatur.

Die segmentale, laterale Dorsoventralmuskulatur weist dieselben Verhältnisse auf wie im Metathorax. Deshalb gilt auch hier die für den Metathorax gegebene Zusammenstellung. Einige Abweichungen betreffen den $ldvm_{2a}$: er setzt sowohl im Mesothorax, als auch im Metathorax hinten am tergalen Seitenrand an und zwar übereinstimmend nicht wie die übrigen an der Versteifungsleiste, sondern an einer häutigen Falte, nachdem kurz vorher die Leiste lateralwärts abgebogen ist. Beide Muskeln dienen also auch zugleich zur Erhaltung der Beständigkeit dieser Falte. Während er im Metathorax mit gut entwickelter Sehne, lang und schmal, sehr schräg aufwärts steigt zum Metatergum, ist der $II\ ldvm_{2a}$ mit ganz kurzem sehnigen Ansatz kurz und gedrungen und steigt senkrecht zum Tergum auf. Der $III\ ldvm_{2a}$ steht unmittelbar vor dem Hinterwinkel der Hüfte in ziemlich fester Artikulation zum Hüftrand und ist deshalb ein wirksamer Beinmuskel. Der $II\ ldvm_{2a}$ inseriert im Winkel zwischen Hüftrand und Pleuralleiste; seine Verbindung zum Hüftrand ist etwas gelockert, und damit seine Wirkung als Beinmuskel geschwächt. Neu hinzu kommt im Mesothorax ein intersegmentaler lateraler Dorsoventralmuskel, dessen Bedeutung im Anschluß an die mediale intersegmentale Dorsoventralmuskulatur schon besprochen worden ist.

Die unterbrochene Seitenmuskulatur

ist, abgesehen von dem schon erwähnten Fehlen des pm_5 samt der ihm als Ansatz dienenden Chitinleiste, im wesentlichen dieselbe. Ein sternalpleuraler Muskelbelag und ein intratergaler haben dieselben Aufgaben wie im Metathorax. Hinzu kommt noch ein zweiteiliger Stigmenmuskel stm_{a+b} intrapleural, von sternalpleuralem Verhalten, der außerhalb des Peritrema beginnt. Er kann mit dem *stm* des Segmentum medianum, den gleichnamigen Muskeln im Thorax und Abdomen von *Gryllus* verglichen werden. Ein echter *stim* fehlt.

Die sternale Muskulatur.

Sie umfaßt drei Muskelbündel. Der Elevator trochanteris bm_4, der im Metathorax vorhanden war, fällt samt den paarigen, getrennt aufsitzenden Metapophysen fort. Die drei andern Muskeln sind den gleichnamigen im Metathorax, sowie bei *Gryllus domesticus* homolog, im ganzen etwas weniger kräftig entwickelt, wie auch die Mesapophyse und die mittlere Extremität überhaupt. Die Zweiteilung von bm_2

ist nicht mehr so deutlich wie im Metathorax. Bei *Dixippus* zeigt also die sternale Beinmuskulatur eine Vereinfachung gegenüber dem Metathorax; im Mesothorax bei *Gryllus* dagegen ist die Differenzierung bedeutend reicher als im Metathorax; die allein im Dienst der Beinbewegung stehenden dorsoventralen Muskeln machen bei *Dixippus* eine so zahlreich differenzierte sternale Beinmuskulatur überflüssig. Der Gabelseitenmuskel *zm* ist in schwacher Ausbildung vorhanden und kann keine feste Verbindung zwischen Apodem und Apophyse bedeuten und keine sehr große Stütze der sternalen Beinmuskulatur ausmachen.

e. Der Prothorax I.

Taf. XVIII, Schema 3; Taf. XIX, Fig. 6 und 12.)

Längsmuskulatur.

Ventrale Längsmuskulatur.

1. *I vlm.* Musculus prosterni. Intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel. Dieser Muskel ist sehr kräftig entwickelt, breit und flach, füllt als gleichmäßiger Belag die ganze Breite des Sternellums aus und wird durch die Medianlinie in zwei Muskeln geteilt. Der medianpaarige Muskel setzt an der Hinterrandsleiste des Prosternits an, er zieht nach hinten und endet auf dem Sternellum an der unpaaren Apophyse. Er vermittelt die Bewegung des Prothorax nach hinten und unten.

Dorsale Längsmuskulatur.

2. *I* dlm_{3a}. Musculus pronoti tertius pars primus. Intersegmentaler, medianpaariger, dorsaler Längsmuskel, sehr kräftig; er entspringt an der medianen Chitinleiste auf der hinteren Hälfte des Tergums; die Fasern divergieren und inserieren auf dem Vorderrande des Mesotergums neben der Medianlinie. Kürzere Muskelfasern, deren Länge abnimmt, entspringen unter diesem Muskelbündel und endigen gemeinsam am mesotergalen Vorderrande.

3. *I* dlm_{3b}. Musculus pronoti tertius pars secundus. Intersegmentaler, dorsaler Längsmuskel, ein kräftiger Muskel; er entspringt neben dlm_{3a} an der Querleiste, die das Tergum in eine vordere und hintere Hälfte teilt, verläuft schräg lateralwärts nach hinten und endigt am mesotergalen Vorderrande in ganz kurzem Abstande von dlm_{3a}. Kürzere Muskelfasern endigen gemeinsam mit ihm. dlm_{3a+b} dienen als Retractoren prothoracis und sind auch infolge der schräg seitwärts verlaufenden Fasern befähigt, als Rotatoren zu wirken. Sie regeln dorsal die intersegmentale Beweglichkeit.

Dorsoventralmuskulatur (mediale).
Intersegmentale Muskeln.

4. *I ism.* Musculus intersegmentalis prothoracis. Intersegmentaler, dorsoventraler Muskel; er ist mittelkräftig und parallelfaserig, entspringt am seitlichen Hinterrandswinkel des Prosternits an der dort endenden Proapophyse an einem Chitinvorsprung und endet seitlich an der Vorderrandsleiste des Mesotergums. Es ist der als *I ism* auch bei *Gryllus* beschriebene und in allen thoracalen Segmenten vorkommende typische Rotator.

5. *I* ism_2. Musculus intersegmentalis prothoracis secundus. Intersegmentaler Dorsoventralmuskel, ein kräftig entwickelter Muskel, homolog dem gleichnamigen im Mesothorax, ist er der Abtrennung des Sternellums vom Prosternit gefolgt. Er setzt am Seitenrand des Sternellums an, der hier Chitinverstärkungen zeigt, die dem Muskel ein kräftiges Punctum fixum geben. Die Fasern konvergieren und enden seitlich an der Vorderrandsleiste des Mesotergums neben *I ism.* Der Muskel ist ebenso wie der vorige ein Rotator.

Segmentale Muskeln.

Vordere episternale Gruppe.

6. *I* $dvm_{1(1a)}$. Musculus dorsoventralis prothoracis primus. Segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel. Kräftig entwickelt, entspringt er auf der vorderen Hälfte des Tergums nahe dem Seitenrande hinter der Falte, mit der sich die Pleuralhaut über den tergalen Seitenrand legt mit fächerförmig ausgebreiteten Fasern; er zieht unter dvm_{3+4} her. Die Fasern konvergieren und endigen an derselben Sehne mit dvm_6 im Vorderwinkel der Hüfte. Er ist ein Elevator coxae.

7. *I* $dvm_{6(1)}$. Musculus dorsoventralis prothoracis sextus. Segmentaler, vorderer, dorsoventraler Muskel, ein mittelkräftiger Muskel, der an der vorderen Hälfte der medialen Chitinleiste des Protergums neben $ldvm_1$ entspringt, über die Hüfte hinwegzieht und mit konvergierten Fasern an der kräftigen Sehne im Vorderwinkel der Hüfte endigt. Wie der vorige ist er ein Elevator der Hüfte.

8. *I* dvm_5. Musculus dorsoventralis quintus prothoracis. Vorderer, segmentaler Dorsoventralmuskel des Trochanter. Ein ziemlich kräftiger Muskel, dessen Ansatz sich auf der vorderen Hälfte des Tergums in langer gebogener Linie an der Falte entlangzieht, die sich über den tergalen Seitenrand legt. Die Fasern konvergieren und endigen in einer Sehne, die vorn am Trochanter ansetzt. Der Muskel wirkt als Elevator trochanteris.

Hintere epimerale Gruppe.

9. *I* dvm_2. Musculus dorsoventralis prothoracis secundus. Segmentaler, hinterer, dorsoventraler Muskel. Er beginnt auf der hinteren Hälfte des Protergums an einer leicht geschwungenen Linie, die auch dem Ansatz von $ldvm_{2a}$ dient, den er zum Teil verdeckt. Die Fasern konvergieren und endigen an kräftiger Sehne am Hinterwinkel des Hüftrandes.

10. *I* dvm_{3+4}. Musculus dorsoventralis prothoracis tertius. Segmentaler, hinterer, dorsoventraler Muskel, sehr mächtig entwickelt; seine Ansatzstelle läuft an den beiden Schenkeln des rechten Winkels entlang, den die mediane Chitinleiste des Protergums mit der vorderen Querleiste bildet; die Fasern konvergieren mit kürzeren Fibrillen, die unter ihm entspringen, zusammen mit dvm_2 an der kräftigen Sehne im Hinterwinkel der Hüfte. Das feste Widerlager im Ansatz zeugt von besonderer funktioneller Bedeutung. Beide Muskeln sind Depressores coxae.

Seitenmuskeln. Laterale Dorsoventralmuskulatur.
Intersegmentaler lateraler Dorsoventralmuskel.

11. *I ildvm*. Musculus lateralis dorsoventralis intersegmentalis. Lateraler, intersegmentaler Dorsoventralmuskel, homolog dem gleichnamigen mesothoracalen Muskel. Er hat die Form eines Dreiecks, dessen vordere Seite die Ansatzlinie auf dem seitlichen Hinterrande des Sternellums bildet. Die lateralwärts angrenzende Dreiecksseite ist Insertionslinie des Muskels. Sie ist abgerundet, beginnt in der Falte, in welche die mesotergale Versteifungsleiste ausläuft und setzt sich fort auf der episternalen Fläche; der Muskel wird also sternalpleural. Er ergänzt die rotatorische Funktion der beiden *ism* und dient zugleich zur Verfestigung und Stabilisierung des Bezirks.

Segmentale Muskeln.

Vordere episternale Gruppe.

12. *I* $ldvm_1$. Musculus dorsoventralis lateralis primus. Segmentaler, lateraler, vorderer, dorsoventraler Seitenmuskel; ein ziemlich kräftiger Muskel, der auf dem Tergum seinen Ursprung nimmt, an der Innenseite der Vorderrandsleiste und der oberen Hälfte der medialen Längsleiste. Die Fasern konvergieren und endigen in einer kurzen Sehne auf der Präcoxalplatte. Er ist ein Elevator coxae.

13. *I* $ldvm_3$. Musculus lateralis dorsoventralis tertius

prothoracis trochanteris. Segmentaler, episternaler, vorderer, dorsoventraler Seitenmuskel des Trochanter, ein mäßig entwickelter Muskel, der über der Pleuralleiste ansetzt, an der mützenförmigen Ausstülpung der pleuralen Falte, die hier dem oberen Ende der Pleuralleiste begegnet. Die Fasern des Muskels konvergieren und enden mit dvm_5 an einer Sehne vorn am Trochanter; der Muskel ist ein Elevator trochanteris.

Hintere epimerale Gruppe.

14. $I\ ldvm_2$. Musculus lateralis dorsoventralis secundus prothoracis. Segmentaler, lateraler, epimeraler, hinterer Dorsoventralmuskel, ein kräftiges, kompaktes Muskelpaket, das auf einem chitinigen Vorsprung des Hüftrandes unmittelbar neben dem Hinterwinkel der Hüfte entspringt; der Muskel verläuft gleichstark und gleichbreit und endigt in der Mitte des tergalen Seitenrandes unmittelbar über dem oberen Ende der Pleuralleiste zusammen mit $lvdm_3$. Depressor coxae.

15. $I\ ldvm_{2a}$. Musculus dorsoventralis lateralis prothoracis secundus: Lateraler, segmentaler, hinterer Dorsoventralmuskel, ein flacher, fächerförmig ausgebreiteter Muskel, der auf der hinteren Tergumfläche an einer leicht geschwungenen Chitinlinie unter dvm_2 entspringt; die konvergierten Fasern vereinigen sich an einer kurzen Sehne am Hüftrande hinter der Pleuralleiste. Die Verbindung mit dem Hüftrand ist noch loser, als bei dem homologen Muskel des Mesothorax. Er nimmt außer seiner Funktion als Depressor coxae noch Bezug auf die Falte, die Tergum und Sternum miteinander verbindet.

Unterbrochene Seitenmuskulatur.

16. $I\ pm_5$. Musculus lateralis quintus prothoracis. Segmentaler, episternaler, vorderer, sternalpleuraler Seitenmuskel, ein kräftig entwickelter Muskel. Er entspringt mit fächerförmig ausgebreiteten Fasern an der bogenförmig sich über den vorderen Seitenrand des Protergums herüberlegenden pleuralen Falte, die Fasern konvergieren und endigen mit breiter Sehne mit $ldvm_1$ auf der Präcoxalplatte. Er ist ein Elevator coxae.

17. Intratergaler Muskelbelag zieht auf der vorderen Segmenthälfte vom tergalen Seitenrand zur Pleuralhaut, die sich in einer breiten Falte über den tergalen Seitenrand legt und dient zur Erhaltung der Stetigkeit dieser Falte und zur Regelung ihrer Bewegung. In der Mitte sind die Fasern sehr kurz; am Anfang und Ende bedeutend länger

und beinahe zu einem Bündel differenziert, das zwischen den Zinken des gespaltenen Endes der beiden transversalen Chitinleisten ansetzt.

18. $I\ stm_{a+b}$. Musculus lateralis stigmaticus prothoracis. Segmentaler, intrapleuraler, doppelter Stigmenmuskel von sternalpleuralem Verhalten; der ziemlich entwickelte zweiteilige Muskel entspringt an der sternalen Flankenhaut und inseriert getrennt. Eine kürzere Partie von Muskelfasern setzt unten am Hinterrande des Stigmas an; ein zweiter Teil geht weiter am Stigmenrand hinauf und endigt an der Mitte des hinteren Seitenrandes.

Sternale Beinmuskulatur.

19. $I\ bm_{1\,a+b}$. Musculus sternalis pedalis primus prothoracis. Segmentaler, sternaler Beinmuskel, ein ziemlich kräftiger Muskel; er setzt seitlich an der Proapophyse an und endigt mit konvergierenden Fasern am Hüftrand. Die vorderen Muskelfasern inserieren an der Chitinleiste, die am Vorderwinkel des Hüftrandes beginnt, der Hauptteil endigt im Vorderwinkel des Hüftrandes selbst. Beide Muskeln sind Elevatoren der Hüfte.

20. $I\ bm_3$. Musculus pedalis tertius prothoracis. Segmentaler, sternaler Beinmuskel, ein kurzer, nicht sehr kräftiger Muskel, der am Grunde der Proapophyse am Hinterrande des Prosternums entspringt; die Fasern konvergieren und enden in der Nähe des Hüftrandes etwas hinter bm_1 auf der pleuralen Falte, die sich über den hinteren Seitenrand des Prosternums legt. Der Muskel erhöht die Beständigkeit der Falte und wirkt in seiner Beziehung zum Hüftrand zugleich als Elevator.

21. $I\ bm_2$. Musculus pedalis secundus prothoracis. Segmentaler Beinmuskel, ein nicht sehr kräftiger Muskel, setzt seitlich auf der Hinterrandsleiste der Proapophyse an und inseriert mit konvergierten Fasern im Hinterwinkel der prothoracalen Hüfte; er ist ein Depressor coxae.

22. $I\ zm$. Musculus sternalis lateralis prothoracis. Segmentaler, lateraler Sternalmuskel; er ist homolog dem zm der übrigen Segmente. Ich habe ihn nicht bei allen Tieren gefunden. Er ist ein wenig straffer, schmaler, flacher Muskel, der am hinteren seitlichen Ende der Proapophyse entspringt. Die Fasern winden sich um $ldvm_2$ herum und inserieren unmittelbar unter $dlvm_2$ am oberen Ende der Pleuralleiste. Er verbindet Apophyse und Apodem, ist aber, wenn überhaupt vorhanden, so rückgebildet, daß seine Funktion als Stütze

der sternalen Beinmuskulatur nicht groß sein kann. Er hat nur mehr »historische« Bedeutung.

23. *I ifm.* Musculus sternalis adductor lateralis prothoracis. Segmentaler Sternalmuskel, Intersegmentalfaltenmuskel; der ziemlich kräftige Muskel beginnt am seitlichen äußersten Ende der Proapophyse am Seitenwinkel des sternalen Hinterrandes unter *ism*, zieht über das Prothoracalstigma hinweg und endigt unmittelbar neben dem längeren Teil des doppelten Stigmenmuskels an der Intersegmentalfalte. Seine Funktion scheint zu sein, die Beständigkeit der Intersegmentalfalte zu erhalten. Vielleicht steht er auch in Beziehung zum Stigma. Dieser Muskel ist zu identifizieren mit dem von Voss für den Mesothorax beschriebenen *ifm.* Bei *Gryllus* ist er nur im Mesothorax, bei *Dixippus* nur im Prothorax vorhanden, und zeugt für die Zugehörigkeit des Stigmas zum Prothorax, ebenso wie er bei *Gryllus* die Zugehörigkeit des Stigmas, zu dem er in Beziehung steht, zum Mesothorax beweist.

Übersicht.

I. Längsmuskulatur.
   1. Ventrale Längsmuskulatur: *I vlm.*
   2. Dorsale Längsmuskulatur: *I* dlm_{3a-3b}.

II. Dorsoventralmuskulatur (mediale).
   1. Intersegmentale Muskeln: *I ism, I* ism_2.
   2. Segmentale Muskeln:
      a) Vordere episternale Gruppe: *I* dvm_1, *I* dvm_6 an den Hüftrand, dvm_5 an den Trochanter,
      b) hintere epimerale Gruppe: *I* dvm_2, *I* dvm_{3-4} an den Hüftrand.

III. Seitenmuskulatur.
   1. Laterale Dorsoventralmuskeln:
      a) Intersegmentaler Muskel: *I ildvm,*
      b) vordere episternale Gruppe: *I* $ldvm_1$ an den Trochantin, *I* $ldvm_3$ an den Trochanter,
      c) hintere epimerale Gruppe: *I* $ldvm_2$, *I* $ldvm_{2a}$ an den Hüftrand.
   2. Unterbrochene Seitenmuskulatur:
      a) Sternalpleuraler *I* pm_5 an den Trochantin. Stigmenmuskel *I* stm_{a+b}.
      b) intratergaler Belag.

IV. Sternale Muskulatur. Beimuskulatur *I* bm_{1-3}, *I zm* und *I ifm.*

Vergleichung und Morphologie des Prothorax mit Berücksichtigung der Verhältnisse bei Gryllus domesticus.

Ventrale Längsmuskulatur.

Bei *Dixippus* findet sich nur ein einziger medianpaariger, kräftiger ventraler, Längsmuskel *I vlm* im Gegensatz zu der reich entwickelten ventralen Längsmuskulatur bei *Gryllus*, vor allem bei der Larve. Er nimmt die ganze Breite des Sternellums oder des epimeralen Sternits ein, ein Verbindungsmuskel zwischen Prosternit und dem gelenkig abgegliederten poststernalen Abschnitt. Er entspricht dem $I\ vlm_7$ bei *Gryllus*, einem neuen Verbindungsmuskel, der in den übrigen Thoracalsegmenten von *Dixippus* wie von *Gryllus* fehlt, da er dort ja keine Verwendung hätte, und durch sein Auftreten im Prothorax, wo er Sternit und Sternellum miteinander verbindet, zeigt, wie ein neuer Muskel sofort da zu finden ist, wo durch die Skelettverhältnisse eine neue Funktionsmöglichkeit geschaffen wurde. Jedes Thoracalsegment weist einen einzigen paarigen ventralen Längsmuskel auf, der im Metathorax doppelt intersegmental, im Mesothorax einfach intersegmental, im Prothorax segmental ist.

Dorsale Längsmuskulatur.

Im Prothorax fehlen, wie in den übrigen thoracalen Segmenten, die Phragmen und präsegmentalen Lamellen, übereinstimmend mit dem Befund im Prothorax von *Gryllus*. Folglich fehlen auch die dorsalen Längsmuskeln, die von Phragma zu Phragma, von Präsegmentallamelle zu Präsegmentallamelle ziehen. Es sind zwei auf der hinteren Tergumhälfte median an Chitinleisten entspringende und zum Vorderrand des Mesotergums ziehende dorsale Längsmuskeln vorhanden, die dem $I\ dlm_{3a}$ und $I\ dlm_{3b}$ von *Gryllus* homolog sind in ihrem medialen Ansatz, in ihrem Verlauf schräg seitlich nach hinten und medianwärts von der inneren Dorsoventralmuskulatur. Eine Kreuzung der Muskeln ist nicht eingetreten. Sie tritt bei *Gryllus* auch erst postembryonal ein. Wir haben also bei *Dixippus* einen primären Zustand vor uns. Doch erhöht auch hier »die Verbindung der Segmente nach beiden Seiten hin von einer einzigen Stelle aus« die intersegmentale Bewegungsmöglichkeit. dlm_1 und dlm_2 fehlen; dort, wo ihre hintere Ansatzstelle zu suchen wäre, endet der $Oidlm_2$, der ihren Platz einnimmt und sie funktionell ersetzt. $Oidlm_2$ endet median am Vorderrande des Mesotergums da, wo in den andern Segmenten dlm_{1+2} ansetzen. Weitere laterale dorsale Längsmuskeln fehlen übereinstimmend

bei *Dixippus* und bei *Gryllus*; denn durch die kräftige Entwicklung der Flankenmuskulatur sind die seitlichen Bezirke des Pronotums ganz in Anspruch genommen. Die dorsoventralen Muskeln dvm_2 und $ldvm_{2a}$ drängen sich mit ihren Ansatzstellen unter die seitlichen Fasern von dlm_{3b}, ebenso wie sich im Mesothorax der Ansatz von dvm_2 an dlm_4 herandrängt und die gesamte mesothoracale dorsale Längsmuskulatur gleichsam medianwärts auf ein möglichstes Minimum von Breitenentfaltung zusammenpreßt.

Mediale Dorsoventralmuskulatur.

Im Prothorax von *Dixippus* ist eine Konzentration der Muskulatur, die medianwärts gerichtet ist, eingetreten, übereinstimmend mit *Gryllus*. Die Konzentration ist schon durch die Skelettverhältnisse gegeben, da der Prothorax von der Längenausdehnung der übrigen Thoracalsegmente ausgeschlossen ist. In der Lagebeziehung zur Pleuralleiste ist im Prothorax von *Dixippus* keine Veränderung gegenüber den andern Segmenten zu konstatieren. dvm_2 beginnt hinter der Pleuralleiste, sämtliche andern Dorsoventralmuskeln vor der Pleuralleiste. Auch im Prothorax sind es die beiden hinteren Depressoren der Hüfte, dvm_2, dvm_{3+4}, die am weitesten nach hinten bzw. nach vorn auf dem Tergum inserieren. Bei *Gryllus* dagegen läßt sich wiederum die ventral gegebene Einteilung in eine vordere und eine hintere mediale Dorsoventralmuskulatur auch tergal durchführen. Aber die tergalen Ansatzstellen liegen abweichend von den übrigen Segmenten zusammengedrängt hinter der Pleuralleiste. Erstere umfaßt die Elevatoren, letztere die Depressoren der Hüfte. Charakteristischerweise liegen bei *Dixippus* in allen Thoracalsegmenten die Ansatzstellen des medialen Depressors dvm_{3+4} und des lateralen Elevators $ldvm_1$ auf gleicher Höhe, im Prothorax entsprechend der dort herrschenden Tendenz der Konzentration mit dicht nebeneinander liegenden Ansatzlinien. Die hintere mediale Dorsoventralmuskulatur ist im Prothorax von *Dixippus* also durch dvm_2 und dvm_{3+4} vertreten, die vordere durch die Hüftmuskeln dvm_1 und dvm_6 und den Trochantermuskel dvm_5.

Vergleicht man die drei Thoracalsegmente in bezug auf die vordere mediale Dorsoventralmuskulatur miteinander, so ist in der Richtung von hinten nach vorn eine fortschreitende Differenzierung derselben zu konstatieren. Im Metathorax ist die vordere nur durch den Trochanteranteil dm_5 vertreten. Im Mesothorax ist außer dvm_5 der primäre Stammuskel dvm_6 (besser dvm_1) mit der charakteristischen langen Sehne vorhanden. Im Prothorax dagegen ist dvm_6 in zwei Teile: dvm_6

und dvm_1 differenziert. Das Fehlen eines Anteiles des Hüftrandes an der vorderen Dorsoventralmuskulatur im Metathorax zeigt, wie schon erwähnt wurde, wie leicht ein Muskel in seiner Funktion durch einen einer andern Kategorie angehörenden Muskel ersetzt werden kann. Im Mesothorax ist ein einheitlicher, vorderer Dorsoventralmuskel am Hüftrand vorhanden. Das Fehlen einer Differenzierung in zwei Teile deckt sich mit der Anschauung, daß bei einer Zweiteilung der eine Teil ein Flügelmuskel ist, der mangels einer Funktion bei *Dixippus* nicht erwartet werden muß. Bei *Gryllus* ist im Meta- und Mesothorax in den geflügelten Segmenten also eine Zweiteilung des dvm_1 und dvm_6 vorhanden. Der Prothorax weist übereinstimmend mit seiner Flügellosigkeit nur einen Muskel dvm_6 auf. Bei *Dixippus* dagegen befinden sich am Vorderwinkel an der typischen langen Sehne zwei wohldifferenzierte Muskeln, von denen dvm_6 an der Medianlinie des Tergums, dvm_1 in der Nähe des Seitenrandes endigt. Diese Zweiteilung setzt eine besondere Inanspruchnahme durch die Beinbewegung voraus. Einmal sind die Vorderbeine am kräftigsten entwickelt, dann treten die Elevatoren der Hüfte besonders in Funktion, wenn sich die Tiere tagsüber mit wagerecht nach vorn gestreckten, an den Körper angedrückten Vorderbeinen an Zweigen usw. aufhängen, was ihre beliebteste Ruhestellung zu sein scheint. Bei *Gryllus* ist dagegen durch die erhöhte Inanspruchnahme der Vorderbeine eine Bereicherung der Elevatoren durch einen neuen medialen Dorsoventralmuskel dvm_8 am Vorderrande des Trochanter gegeben, der epimeraler Muskel ist, während dvm_1 und dvm_6 episternale Muskeln sind. Dies, sowie der Umstand, daß die gesamte Dorsoventralmuskulatur bei *Gryllus* hinter der Pleuralleiste auf der tergalen Fläche ansetzt, entgegen den Verhältnissen bei *Dixippus*, ergibt den großen Unterschied zwischen *Gryllus* und *Dixippus*: daß bei *Gryllus* die epimerale Beinmechanik im Prothorax dominiert, während bei *Dixippus* der Schwerpunkt auf der episternalen Beinmechanik liegt.

Laterale Dorsoventralmuskulatur.

An lateralen Dorsoventralmuskeln finden sich im Prothorax dieselben Muskeln vor wie im Meso- und Metathorax: Die episternalen $ldvm_1$ und $ldvm_3$, die epimeralen $ldvm_2$ und $ldvm_{2a}$. Epimerale und episternale Beinmechanik sind also in gleicher Weise entwickelt. $ldvm_2$ ist in allen Segmenten vollkommen gleich in Stärke, Entwicklung, Verlauf und in seinem Ansatz. $ldvm_{2a}$ zeigt eine von hinten nach vorn fortschreitende sich lockernde Befestigung am Hüftrand, sowie eine

Wanderung am Hüftrand vom Hinterwinkel der Hüfte nach vorn zum Hüftgelenkkopf. Auch die Form ändert sich in gleicher Richtung. *III* $ldvm_{2a}$ ist lang und schmal mit längerer Sehne, *II* $ldvm_{2a}$ kurz gedrungen mit kurzer Sehne, *I* $ldvm_{2a}$ breit, flach, fächerförmig, ebenfalls mit kurzer Sehne. Besonders hervorzuheben ist, daß der Trochantinmuskel $ldvm_1$ mit seiner Ansatzlinie ganz median gerückt und an die tergale mediane Chitinleiste verlagert ist. Ein Vergleich mit dem Prothorax von *Gryllus* zeigt, daß bei beiden Tieren übereinstimmend zwei episternale Beinmuskeln vorhanden sind. Der Trochantermuskel $ldvm_3$ ist beiden Tieren gemeinsam. Bei *Gryllus* ist es der zweite der episternalen Muskeln, der primäre Hüftmuskel $ldvm_4$, der sich in allen Thoracalsegmenten findet. Die von diesem abzuleitenden $ldvm_1$ und $ldvm_{1a}$, die sekundär auf den Trochantin verlagert wurden, im Metathorax und Mesothorax als Flügelmuskel dienen, fallen mit dem Mangel einer Funktion naturgemäß im Prothorax fort. Bei *Dixippus* ist wie im Meso- und Metathorax von diesem Stammuskel und den beiden abgeleiteten Muskeln ein kräftiger Beinmuskel vorhanden, der auf dem Trochantin inseriert, und den ich $ldvm_1$ genannt habe. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung würde lehren, ob er der sekundär an den Trochantin verlagerte $ldvm_4$ ist, oder ob ursprünglich ein Hüftmuskel $ldvm_4$ vorhanden war, von dem ein Teil sekundär an den Trochantin verlagert wurde, während der Anteil des Hüftrandes ausfiel, was bei der großen, bereits betonten Variationsfähigkeit der Muskeln ohne weiteres möglich ist.

Besonders hervorzuheben ist, daß im Prothorax von *Dixippus* keine Sonderung der tergalen Ansatzstellen der medialen Dorsoventralmuskulatur einerseits und der lateralen Dorsoventralmuskulatur anderseits vorhanden ist (vgl. *Gryllus*). (Die tergalen Ansätze von $ldvm_{2a}$ und dvm_2, $ldvm_1$ und $ldvm_{3+4}$ fallen vollständig zusammen.) Sie wird in den übrigen Segmenten durch einen intratergalen Muskelbelag bewirkt, der die Stelle einnimmt, an welcher bei geflügelten Formen die Flügelanlage zu suchen ist. Demnach muß im Meso- und Metathorax von *Dixippus* eine Flügelanlage tergal differenzierend auf die beiden Kategorien eingewirkt haben.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

Dixippus weist im Prothorax übereinstimmend mit dem Metathorax einen einzigen, einfachen, sternalpleuralen Muskel *I* pm_5 auf, der auf dem Trochantin endigt. Eine tergalpleurale Muskulatur ist im Prothorax übereinstimmend mit den übrigen Thoracalsegmenten nicht

vorhanden. Voss hat für *Gryllus* in den flügeltragenden Segmenten die Kategorie sogenannter echter tergalpleuraler Muskeln durchgeführt, und hebt hervor, daß diese Muskulatur im Prothorax zu fehlen scheint. Dies deckt sich mit meiner Feststellung des Fehlens dieser Kategorie in sämtlichen Thoracalsegmenten von *Dixippus*, die ja alle flügellos sind. Ein intratergaler Muskelsaum fehlt auch im Prothorax nicht. Er ist auf die vordere Hälfte des Segmentes beschränkt und verbindet ebenso wie in den übrigen Segmenten eine nach innen vorspringende Hautduplikatur mit der tergalen Fläche. Ein lateraldorsoventraler bzw. sternalpleuraler Muskelbelag ist nicht da. Es fehlte bei den veränderten Skelettverhältnissen im Prothorax die Funktionsbasis dazu.

Stigmenmuskulatur.

Ebenso wie im Mesothorax hat das prothoracale Stigma zwei Stigmenmuskeln, die hier wie dort beide außerhalb des Peritrema ihre Ursprungsstelle haben und als intrapleurale Muskeln von sternalpleuralem Verhalten aufzufassen sind.

Sternale Muskulatur.

Die sternale Muskulatur entspricht den übrigen Segmenten: Im Vorderwinkel der Hüfte bzw. am Innenrande die Elevatoren bm_1 und bm_3, die den entsprechenden Muskeln bei *Gryllus* homolog sind, und der im Vergleich zu den übrigen Segmenten schwach entwickelte bm_2 im Hinterwinkel. bm_2 zeigt von hinten nach vorn eine fortschreitende Vereinfachung: im Metathorax eine deutliche Zweiteiligkeit im Verlauf und in der Ansatzstelle; im Mesothorax eine einheitliche Ansatzstelle, die Zweiteiligkeit ist nur noch undeutlich im Verlauf zu erkennen; im Prothorax ist er schwächer entwickelt und einheitlich. Abgesehen von den aus morphologischen Gründen bei *Dixippus* fehlenden bm_4 und bm_7 stimmen diese Verhältnisse des Prothorax bei *Gryllus* und *Dixippus* überein, ein Beweis dafür, daß bei der alleinigen Inanspruchnahme der Dorsoventralmuskulatur durch die Beinbewegung die sternale Beinmuskulatur an Bedeutung verliert.

Die Vergleichung und Morphologie des Prothorax ermöglicht es, zu der Frage der Zugehörigkeit des ventralen, hinter dem Prosternit gelegenen Schnürstücks, des Sternellums, Stellung zu nehmen. Die Verhältnisse der Muskulatur geben hier sicheren Aufschluß. Der mediale Dorsoventralmuskel ism_2, der im Mesothorax am Hinterrande des Mesosternums ansetzt, beginnt im Prothorax am Seitenrande des

Sternellums; er ist dem abgeschnürten epimeralen Sternit gefolgt. Der laterale Dorsoventralmuskel *ildvm*, der im Mesothorax vom Hinterrand des Meossternums zum mesothoracalen tergalen Seitenrand zieht, zieht im Prothorax vom Hinterrande des Sternellums zum tergalen Seitenrande des Mesotergums. Weitere Beweispunkte liefert ein Vergleich mit *Gryllus domesticus.* Voss hat den exakten Beweis durchgeführt, daß die unpaare Apophyse bei *Gryllus* ein Schnürstück des Prosternums ist; bei *Dixippus* haben wir in dem Sternellum ein der unpaaren Apophyse bei *Gryllus* homologes Schnürstück. Der vlm_7, der Gabelapophyse und unpaare Apophyse bei *Gryllus* verbindet, findet sein Homologon bei *Dixippus* in dem *I vlm.* Dieser *I vlm* ist nicht ein intersegmentaler Längsmuskel, der dem *II vlm* gleichgesetzt werden könnte; denn *II vlm* zieht über die ganze Länge des Metasternums zu der getrennt aufsitzenden Gabelapophyse des Metasternums. Mit dem Fehlen dieser endoskelettalen Bildung im Mesothorax ist zugleich auch der intersegmentale *I vlm* weggefallen. Daß Muskeln einfach ausfallen können, ist im Laufe der Untersuchung wiederholt festgestellt. Auch der an der Metapophyse ansetzende bm_4 ist in den anderen Segmenten ausgeblieben.

f. Halshaut 0.

(Taf. XVIII, Schema 3.)

Ventrale Längsmuskulatur

1. $Ovlm_{4-5}$. Musculus ventralis cephalosterni quartus et quintus. Intersegmentaler, medianpaariger, ventraler Längsmuskel, ein länggestreckter, mittelkräftiger, parallelfaseriger, bandförmiger und flacher Muskelstrang, der in der Kopfkapsel am Tentorium ansetzt und von hieraus nach hinten verläuft über die Halshaut und das Prosternit hinweg und seitlich am Hinterrande des Prosternits an der Proapophyse endigt. Er ist ein Depressor capitis und entspricht $O\,vlm_{4+5}$ bei *Gryllus.*

2. $Ovlm_3$. Musculus ventralis cephalosterni tertius, ein schmaler, flacher bandförmiger Muskel, kommt dem vorigen an Stärke gleich. Er entspringt auf der Halshaut an der Kehlplatte *a*, ventral am vorderen Seitenrande und verläuft genau unter vlm_{4+5} nach rückwärts, und setzt unter ihm am Hinterrande des Prosternits an der Proapophyse an. Er ist ebenfalls ein Depressor capitis.

Dorsale Längsmuskulatur.

3. $Oidlm_2$. Musculus dorsalis secundus cephalonoti. Doppelt intersegmentaler, dorsaler, medianpaariger Längsmuskel, ein

mittelkräftiger Muskel; er entspringt auf der Halshaut, die hier eine breite Intersegmentalfalte zwischen Kopf und Prothorax bildet, an dem zu einer mützenförmigen Sehne ausgezogenen Rande derselben. Er verläuft nach hinten über das Protergum hinweg und endet unmittelbar neben der Medianlinie auf dem mesotergalen Vorderrande. Er zieht demnach von einem Punctum mobile zu einem zweiten Punctum mobile.

4. *Odlm*$_1$. Musculus dorsalis cephalonoti primus. Intersegmentaler, dorsaler, medianpaariger Längsmuskel, ein ziemlich kräftiger Muskel. Er beginnt medianwärts seitlich an der mützenförmigen paarigen Sehne der Halshaut und endigt auf dem Protergum an der medianen Chitinleiste entlang bis zu dem Winkel, den diese mit ihrer transversalen Komponenten bildet. Dieser Muskel dient wie der vorhergehende tergal zur Regelung der intersegmentalen Beweglichkeit. Sie heben den Kopf als Elevatoren capitis.

Dorsoventralmuskulatur (mittlere, echte mediale).
Intersegmentaldorsoventralmuskulatur.

5. *Oidvm*$_1$. Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalonoti inversus, Rotator capitis externus primus, vom Nackenbezirk sternalwärts intersegmentaler Dorsoventralmuskel. Er setzt zusammen mit dem folgenden auf dem Coxosternum an, besteht nur aus wenigen Fasern, die tergal ziemlich weit nach vorn in der Nackenhaut an einer Falte endigen. Seine Wirksamkeit kann nicht sehr groß sein.

6. *Oidvm*$_2$. Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalonoti inversus, Rotator capitis externus secundus, vom Nackenbezirk sternalwärts intersegmentaler Dorsoventralmuskel, ein kurzer, breiter, kräftiger Muskel, der zusammen mit *Oidvm*$_1$ am Coxosternum entspringt und am Hinterrande des Hinterhauptsringes in der Nackenhaut endigt. Die beiden Muskeln sind den gleichnamigen bei *Gryllus* homolog. Genau genommen differieren die Anheftungsstellen unbedeutend. Bei *Gryllus* beginnen die Muskeln da, wo Pleurallamelle und Coxosternum zusammenstoßen. Die zweite Anheftungsstelle kommt den Verhältnissen des ersten Stadiums von *Gryllus* näher. Der *ildvm*$_2$ inseriert ziemlich weit entfernt von der Medianlinie noch in der Nackenhaut vor dem Hinterhauptsring.

7. *Oism*. Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalosterni. Vom Kehlbezirk tergalwärts gerichteter, d. h. typisch intersegmentaler Dorsoventralmuskel, Rotator capitis internus, ein

mäßig entwickelter parallelfaseriger, häufig in zwei aufeinander liegende Lagen differenzierter Muskel; er nimmt seinen Ursprung auf der hinteren Fläche der Kehlplatte *A* und zieht zum Protergum, an dessen seitlichem Vorderrande er ansetzt, an der Innenseite des vorderen Zinkens der Vorderrandsleiste.

8. $Oism_2$. Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalosterni, vom Kehlbezirk tergalwärts gerichteter, d. h. typisch intersegmentaler Dorsoventralmuskel, Rotator capitis internus. Wenige Muskelfibrillen, die am oberen ventralen Seitenrande der Kehlplatte *A* entspringen, und an der Vorderrandsleiste des Protergums vor und neben *Oism* endigen. Dieser Muskel ist schwer zu verfolgen und von den andern, besonders dvm_{2a}, schwierig zu isolieren. Seine Wirkung als Rotator kann nicht bedeutend sein.

Segmentale Dorsoventralmuskeln.

9. $Odvm_{2a}$ Musculus dorsoventralis secundus collaris primus, segmentaler Dorsoventralmuskel, wenige Muskelfibrillen, schwer isolierbar, besonders von $Oism_2$. Sie entspringen am lateralen vorderen Seitenrande der Kehlplatte *A*, ziehen tergalwärts nach oben und hinten und endigen nicht weit vom Vorderrande des Protergums entfernt an einer Falte in der Halshaut. Ihre nicht bedeutende Funktionsfähigkeit beschränkt sich auf die Regulierung der Halshautfalte bei Wendungen des Kopfes. $Odvm_{2a}$ entspricht $Odvm_{2a}$ 1 und 2 bei *Gryllus* und zwar stimmt er in seinem Verlauf mehr mit dem ersten Stadium als mit der Imago von *Gryllus* überein.

10. $Odvm_{2b}$. Musculus dorsoventralis secundus collaris, segmentaler Dorsoventralmuskel, Rotator capitis externus, ein gut entwickelter Muskel; er entspringt in der vorderen Mitte der hinteren Hälfte der Kehlplatte nahe *Oism*, zieht nach oben und vorn und endigt tergal und seitlich am Hinterhauptsring.

11. $Odvm_{2c}$. Musculus dorsoventralis secundus collaris tertius, segmentaler Dorsoventralmuskel, Rotator capitis externus, ein kräftiger Muskel; gleich dem vorigen liegt seine Ansatzstelle auf der Kehlplatte am ventralen hinteren Seitenrande der vorderen Hälfte. Er zieht neben $Odvm_{2b}$ nach oben und vorn, und inseriert neben ihm am Hinterhauptsring. Die Muskeln entsprechen dvm_{2b+c} bei *Gryllus.*

Halshautfaltenmuskeln.

12. Fam_{a-b}. Musculi segmentales dorsales cephalonoti. Dorsale Nackenfaltenmuskeln, sind dünne Muskelfaserstränge, die

tergal zwischen den Falten der Halshaut verlaufen. Sie setzen unter der mützenförmigen Ausstülpung an, von welcher der Längsmuskel $Odlm_1$ ausgeht. Beide Muskelfaserstränge verlaufen etwas schräg zur Medianlinie hin. Der kürzere medianwärts gelegene endet auf einer nach innen vorspringenden Falte der Halshaut. Der längere Faserstrang setzt über diese Falte hinweg und endigt neben der Medianlinie vor dem Vorderrande des Halsschildes. Die Muskelfibrillen dienen der Regulierung der Halshautfalten.

13. $iFam_{c+d}$. Musculi intersegmentales dorsales cephalonoti. Dorsaler Nackenfaltenmuskel, ziemlich kräftiger, flacher, mäßig breiter Muskel. Das Faserbündel *c* beginnt etwa in der Mitte der Halshaut, der Hauptteil *d* unmittelbar hinter dem Hinterhauptsring in der Halshaut. Die Fasern verlaufen schräg medianwärts. Der Muskel endigt auf dem Vorderrande des Protergums in dem Winkel, den die mediane Chitinleiste mit der Vorderrandsleiste bildet. Die beiden Muskelbündel dienen der Regulierung der Nackenhautfalten.

Vergleichung und Morphologie der Halshaut.

Die aufgezählten Muskeln der Halshaut verleihen dem Bezirk eine hohe Beweglichkeit in den verschiedensten Richtungen, die dem Kopfe eine vielseitige Drehungsmöglichkeit gewährt. Zwei kräftigen Hebern des Kopfes (dlm_1, $idlm_2$) wirken zwei ebenso leistungsfähige Senker entgegen (vlm_3, vlm_{4+5}). Sieben Rotatoren ermöglichen eine freie rotatorische Bewegung. Vier Halshautfaltenmuskeln ergänzen sie in der Regulierung der verschiedenen Falten. Die 15 Muskeln scheinen geeignet, dem Kopf mit Leichtigkeit die Haltung zu ermöglichen, die er zur Erfüllung seiner Lebensfunktionen gerade braucht.

Die dorsale Längsmuskulatur

weist in dem $Oidlm_2$ den einzigen doppelt intersegmentalen, dorsalen Längsmuskel auf, der bei *Dixippus* zu konstatieren ist. Sein auch bei *Gryllus* beschriebenes Verhalten ist durch die Notwendigkeit einer freieren Beweglichkeit zu erklären, damit bei Drehbewegungen des Kopfes eine große rotatorische Bewegungsfreiheit gewährleistet wird. Sein hinterer Ansatz hat die medialen, einfach intersegmentalen prothoracalen *dlm*, die in Übereinstimmung mit dem Mesothorax und dem Abdomen im Prothorax zu erwarten wären, wegfallen lassen. $Odlm_1$ setzt an der medianen, longitudinalen Chitinleiste des Prothorax zusammen mit prothoracalen medialen Dorsoventralmuskeln und lateralen Dorsoventralmuskeln an. Im Prothorax ist also auf der vorderen

Hälfte des Tergums mit dem sonst im Thorax sowohl tergal wie ventral durchgeführten Prinzip einer räumlichen Trennung des Ansatzes intersegmentaler Bewegungsmechanik und Beinkinematik dienender Muskulatur infolge medianer Konzentration der Ansatzstellen der Muskeln gebrochen.

Ventrale Längsmuskulatur.

Gegenüber der ventralen Längsmuskulatur in den übrigen Segmenten fällt es auf, daß die Muskeln von der Medianlinie weit entfernt einen lateralen Verlauf nehmen; bei *Gryllus* ist ebenfalls hervorgehoben, daß die Ansatzstellen sämtlicher ventralen Längsmuskeln lateralwärts liegen. Für die funktionelle Inanspruchnahme der ventralen Längsmuskulatur gegenüber den thoracalen Segmenten zu erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit ist bezeichnend, daß im Gegensatz zu den thoracalen Segmenten zwei paarige ventrale Längsmuskeln vorhanden sind. Der eine nimmt Bezug auf die Kehlplatte, mit der Kehlhaut das epimerale Sternit, der andre auf das Tentorium, die »Gabelapophyse« des Segments zur zweiten Maxille (Voss).

Dorsoventralmuskeln.

Mit der tergalen Lockerung der intersegmentalen Beweglichkeit ist eine reich differenzierte mediale Dorsoventralmuskulatur mit rotatorischer Funktion verbunden, teils segmental, teils intersegmental. Es ist die Muskulatur des epimeralen Bezirks des Kopfsegmentes der zweiten Maxille (Voss 1912, S. 575). Die Halshaut hat zwei typische, d. h. nach hinten gerichtete *ism*, entsprechend dem Pro- und Mesothorax zu freier rotatorischer Beweglichkeit. Die Muskeln wahren durch ihre Richtung zueinander (in der Verlängerung tergalwärts würden sie sich kreuzen; sie treffen gleichsam in ihrem Kreuzungspunkt zusammen) bei gleichzeitiger Kontraktion die Beständigkeit der Lagebeziehung der betreffenden Skeletteile zueinander. Bei *Gryllus* ist homolog eine Zweiteilung des *ism* eingetreten, die in den Thoracalsegmenten nicht vorkommt, während sie bei *Dixippus* schon im Meso- und Prothorax beschrieben ist, ein Beweis der Anpassungsfähigkeit der Muskulatur an gegebene kinematische Anforderungen. In ihrem tergalen Ansatz entsprechen die Muskeln genau den pro- und mesothoracalen. Alle drei Paare setzen seitlich an der tergalen Vorderrandsleiste an. *Oism* und $Oism_2$ nehmen nicht an der medianwärtigen Verschiebung der Muskelansatzstellen teil, wie es bei *Gryllus* der Fall ist. Sie setzen sternal auf der vorderen bzw. hinteren Hälfte der Kehlplatte an.

Einen den typischen *ism* entgegengesetzten Verlauf nehmen die

intersegmentalen *idvm*. Sie ziehen von hinten, dem Coxosternum nach vorn zum Hinterhauptsring und sind den gleichnamigen Muskeln bei *Gryllus* homolog.

Die Zusammengehörigkeit aller Muskeln zu einem Komplex zeigt die Vielseitigkeit der kinematischen Beziehungen derselben. Auf der vorderen Hälfte der Kehlplatte entspringen die Rotatoren dvm_{2c} zum Hinterhauptsring, dvm_{2a} zur Nackenfalte, $Oism_2$ zum Pronotum. Auf der hinteren Hälfte der Kehlplatte entspringen dvm_{2b} zum Hinterhauptsring, *Oism* zum Pronotum. Auf dem Coxosternum beginnen $Oidvm_2$ zum Occiput, $Oidvm_1$ zur Nackenfalte. Durch gekreuzten Faserverlauf und Benachbarung der Ansatzstelle als miteinander in kinematischer Wechselwirkung stehend charakterisieren sich *ism* und dvm_{2b}; ism_2 und dvm_{2c}; $idvm_1$ und dvm_{2a}. Auf $idvm_2$ scheint der dorsale intersegmentale Faltenmuskel *iFamd* Bezug zu nehmen. Den Verlauf des dvm_{2a} tergalwärts nach hinten und die dadurch erfolgende Kreuzung mit dem zu ihm in Wechselbeziehung stehenden $idvm_1$ hat *Dixippus* mit dem ersten Stadium von *Gryllus* gemeinsam. Die größere Angleichung der Verhältnisse von *Dixippus* an das erste Stadium von *Gryllus*, mehr als an die Imago, beschränkt sich also nicht nur auf die flügeltragenden Segmente (vgl. *dlm* des Abdomens, *dvm* des Abdomens; der mehr rückwärtige Ansatz des $dlm_{3\,a+b}$ auf dem Protergum und deren nicht gekreuzter Verlauf). Sie wurde im Abdomen schon wiederholt betont und zeigt sich auch in der Halshaut noch einmal in dem Vorhandensein von Nackenfaltenmuskeln zur Erhaltung der Beständigkeit der Falten. Sie sind bei *Gryllus* embryonal in reichem Maße vorhanden, rudimentieren aber schon während des ersten Stadiums mit Verkürzung des Nackenbezirks usw. In der im ganzen auffallenden Übereinstimmung zwischen den Halshautmuskeln von *Gryllus* und *Dixippus* und der gleichgerichteten Deutungsmöglichkeit liegt eine gegenseitig wirkende Bestätigung der Auffassung über diese Muskulatur.

III. Allgemeine morphologische Betrachtung des Thorax.

1. Zusammenfassung der Angaben über die Muskulatur.

Intersegmentale Längsmuskulatur.
Ventrale Längsmuskulatur.

Die gesamte ventrale Längsmuskulatur ist einfach intersegmental. Ein doppelt intersegmentaler und ein segmentaler Muskel sind vorhanden. Eine Zerlegung der gesamten ventralen Längsmuskulatur in zwei Gruppen von Muskeln, eine mediane und eine laterale, wie sie

Voss bei *Gryllus* durchgeführt hat, ist nur im Abdomen möglich. Doch handelt es sich bei *Dixippus* nicht um zwei wohlgetrennte Gruppen, sondern lediglich um ein medianes und ein dicht daneben verlaufendes laterales Muskelpaar mit darunter liegendem gleichmäßigem Muskelbelag. Die Thoracalsegmente weisen nur je ein Paar ventraler Längsmuskeln auf, von denen $III\ vlm_1$ doppelt intersegmental ist: Der einzige doppeltintersegmentale ventrale Längsmuskel. Sein Auftreten ist darauf zurückzuführen, daß das erste Abdominalsegment, über das er hinwegzieht, mit dem Metathorax verschmolzen ist, jedoch ventral nicht so vollständig wie dorsal, da auch das erste Abdominalsternum noch eine eigene, zweiteilige, intersegmentale Längsmuskulatur besitzt, und Metasternum und Sternum des Segmentum medianum durch eine allerdings kaum entwickelte Intersegmentalhaut voneinander abgesetzt sind. Beachtenswert ist, daß $III\ vlm_1$ eine besondere mediane Konzentration an einem festen Widerlager, der Apophyse aufweist, die außerdem nur noch tergal im Prothorax vorkommt. Diesem Muskel kommt demnach einmal durch seine mediane Konzentration bei Wegfall einer lateralen ventralen Längsmuskulatur im Metathorax, und weiterhin dadurch, daß er doppelt intersegmental verläuft, eine erhöhte Bedeutung für die intersegmentale Beweglichkeit zu. Sowohl der doppelt intersegmentale Verlauf, als auch die Verbindung der Segmente von einer Stelle aus erhöhen die intersegmentale Bewegungsmöglichkeit, und das kräftige Widerlager der Apophyse steigert seine Leistungsfähigkeit.

In der Halshaut ist zum Unterschied von den Thoracalsegmenten eine Zweiteilung der Muskulatur jederseits der Medianlinie vorhanden, bedingt durch die morphologischen Verhältnisse. Der eine setzt am Tentorium, der andre an der Kehlplatte an. Doch handelt es sich hier um zwei laterale Bündel; das mediane Sternum ist frei von Muskulatur, wodurch ebenfalls eine erhöhte Bewegungsfreiheit bewirkt wird. Die thoracale ventrale Längsmuskulatur, sowie die der Halshaut nehmen sämtlich Bezug auf die Apophysen, was ihre Funktionsfähigkeit, sowohl in der intersegmentalen Beweglichkeit, als auch in der ventralen Verfestigung der Segmente erhöht. Die ventrale Längsmuskulatur der Halshaut berücksichtigt das Sternellum nicht, eine Tatsache, die sich auch bei *Gryllus* vorfindet.

Gegenüber *Gryllus* weist *Dixippus* im Thorax eine große Einfachheit in der ventralen Längsmuskulatur auf. Ein gekreuzter Verlauf der Fasern, im ersten Stadium von *Gryllus* weniger entwickelt, in der Imago aber eine typische Erscheinung, findet sich bei *Dixippus* nicht.

Damit fehlt *Dixippus* einerseits eine größere, ventrale intersegmentale Beweglichkeit und anderseits eine besondere ventrale Verfestigung durch Muskulatur. Daraus folgert die geringe kinematische Beanspruchung der thoracalen ventralen Längsmuskulatur, im Zusammenhang mit chitinöser Concrescenz und dem phylogenetisch stark abgeleiteten, sekundären Charakter des Tieres, sowie der geringen Beweglichkeit von *Dixippus* überhaupt, die schon in der äußeren Form des Meso- und Metathorax in seiner Längenausdehnung angedeutet ist. Sie geht so weit, daß ein prothoracaler zur Mesapophyse ziehender *vlm* einfach ausgefallen ist. Übereinstimmend mit *Gryllus* zeigen die Sternalplatten bei *Dixippus* eine geringe Breitenentwicklung und verbunden damit keine ventrale Längsmuskulatur eines lateralen Seitenbezirks. Sie fehlt nicht nur im Thorax, entsprechend der tergalen lateralen Längsmuskulatur, sondern auch im Abdomen (vgl. Voss 1912, S. 595). Wie im Thorax der dlm_5 durch die seinen Raum beanspruchende Flügelanlage wegfällt, so verdrängte die Beinanlage sowohl im Thorax, als auch im Abdomen (der Besitz von Abdominalbeinen wird bei allen Insekten als primärer Charakter angenommen) eine ventrale Längsmuskulatur eines lateralen Bezirks. Voss folgert aus denselben Verhältnissen bei *Gryllus*, daß die Beine eine Zwischenstellung zwischen medialer und lateraler Dorsoventralmuskulatur einnehmen in analoger Weise, wie dlm_5 oder die Flügelanlage im tergalen Bezirk. Im Abdomen fallen die Ansatzstellen ventral mit dem Wegfall der Abdominalbeine zusammen. Im Thorax von *Gryllus* dagegen ist eine scharfe Differenzierung der medialen bzw. lateralen Dorsoventralmuskulatur am medialen bzw. lateralen Hüftrande vorhanden. Diese Trennung ist bei *Dixippus* nicht so scharf durchgeführt; wenn sie primär vorhanden gewesen ist, so ist sie sekundär durch die einfache Beinkinematik, die alle Teile des Hüftrandes gleichmäßig beansprucht, verwischt worden.

Sowohl die abdominalen, als auch die thoracalen *vlm* dienen einfach intersegmentaler Bindung. Eine rotatorische Funktion ist nur selten anzunehmen; eine Beteiligung der *vlm* an der Beinkinematik fehlt.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Die gesamte dorsale Längsmuskulatur, einschließlich der des Thorax dient lediglich intersegmentaler Bindung im Gegensatz zum Thorax geflügelter Insekten, wo dorsale Längsmuskulatur in den Dienst der Flügel tritt. Die abdominale dorsale Längsmuskulatur ist einfach

intersegmental, und weist primäre Verhältnisse auf, ähnlich dem ersten Stadium von *Gryllus*. Eine unmittelbar in die Augen springende Gliederung in Untergruppen ist nicht vorhanden. Es läßt sich eine Einteilung in mediale und laterale Muskeln durchführen.

Die dorsale Längsmuskulatur fehlt im Metathorax. Infolge fester Verschmelzung des Segmentum medianum mit dem Metathorax ist ein einheitlicher starrer Bezirk geschaffen, der keinerlei intersegmentale Beweglichkeit gestattet. Auch der Mangel indirekter Flugmechanik macht einen dorsalen Längsmuskel überflüssig.

Im Mesothorax sind wenig modifizierte abdominale Verhältnisse zu konstatieren, da Phragmen- und Präsegmentallamellen fehlen, und keinerlei Beziehung auf Flugmechanik vorhanden ist. Seitlich fehlt ein dlm_5, in Übereinstimmung mit dem ursprünglichen Besitz von Flügeln oder infolge der Beanspruchung seines Bezirks durch die Beinmechanik, die sein Fehlen genügend begründen kann, nach Analogie im Prothorax, wo sogar noch dlm_4 wegfällt mit stärkerer Entwicklung der Beinmechanik, welche die tergalen Seitenteile für sich in Anspruch nimmt.

Infolge besonderer kinematischer Beanspruchung des Bezirks weist die intersegmentale dorsale Längsmuskulatur des Prothorax auch Abweichungen in bezug auf die medialen Muskeln auf. dlm_3 ist zweiteilig, mit median an kräftiger Leiste konzentriertem Ansatz zu erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit. Die medialen dlm_{1+2} fehlen. Ihren hinteren Ansatz nimmt ein doppelt intersegmentaler Muskel der Halshaut ein. Das Fehlen einfach intersegmentaler Muskulatur, das Eintreten doppelt intersegmentaler Muskeln, bedingt eine Lockerung des Bezirks und eine allseitig freiere Beweglichkeit. Analoges bietet der Wirkungsbereich des *III vlm* bei *Dixippus* und die prothoracale dorsale Längsmuskulatur, der metathoracale Längsmuskel *III* vlm_1, der abdominale Längsmuskel *IIa* $ivlm_3$ bei *Gryllus*, ferner die kinematischen Beziehungen bei Ephemeriden (Dürken 1907). Eine weitere Lockerung des Nackenbezirks bei *Dixippus* führt das Vorhandensein nur e i n e s einfach intersegmentalen medialen Längsmuskels der Halshaut herbei, während sämtliche lateralen Muskeln fehlen. Auch ein dlm_5 ist nicht vorhanden, der wohl hätte erwartet werden dürfen, da weder eine Beinmechanik noch eine Flügelmechanik sein Fehlen veranlassen konnten.

Das Vorhandensein einer abdominalen dorsalen Längsmuskulatur in der primären Fünfzahl hat *Dixippus* mit dem ersten Stadium von *Gryllus*, das Fehlen des dlm_5 im Thorax mit *Gryllus* überhaupt gemeinsam. Es bestätigt sich die Bedeutung der Beziehung der fünfgliedrigen

dorsalen Längsmuskulatur, im speziellen des dlm_5, zur Dorsoventralmuskulatur (Voss 1912), worüber bei der Dorsoventralmuskulatur Näheres angeführt ist. Doch liegen die Verhältnisse bei *Dixippus* nicht klar genug (dlm_5 bildet keine besondere Gruppe eines lateralen Bezirks), um die Beziehung zur Dorsoventralmuskulatur aus dem Befunde bei *Dixippus* an sich ableiten zu können. Sie läßt sich nur mit Bezug auf die durch Nebeneinanderstellung des ersten Stadiums und der Imago von *Gryllus* beinahe schematisch klare Grundlage beweisen.

Mediale Dorsoventralmuskulatur.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur durchzieht als innerste Muskulatur einwärts von der gesamten Seitenmuskulatur den Körper. Sie setzt seitlich im medianen Bezirk des Tergums an, im Abdomen einwärts von dlm_5, während die lateralen Dorsoventralmuskeln lateral neben dlm_5 beginnen. Von der am tergalen Seitenrande ansetzenden lateralen Dorsoventralmuskulatur ist die mediale in den sonst flügeltragenden Segmenten scharf getrennt durch den Bezirk des dlm_5, den im Meso- und Metathorax geflügelter Formen die Flügelanlagen einnehmen und der bei *Dixippus* durch einen intratergalen Muskelbelag ausgefüllt wird. Im Prothorax fallen die tergalen Ansatzstellen durch mediane Konzentration der Dorsoventralmuskulatur zusammen. Demnach kann die ausgesprochen scharfe Trennung der medialen und lateralen Dorsoventralmuskulatur im Mesothorax und Metathorax aus dem früheren Besitz von Flügeln abgeleitet werden, der die dauernde Differenzierung bewirkt hat. Sternal besteht keine Scheidung der Insertionspunkte der beiden Kategorien der Dorsoventralmuskulatur. Im Abdomen setzen sie alternierend am sternalen Seitenrande an. Im Thorax sind sie am Hüftrand verteilt. Bei *Gryllus* dagegen (keine derartig abgeleitete Form wie *Dixippus*, der zugunsten physiologisch-kinematischer Beanspruchung eine allgemeine Vereinfachung zeigt) sind ursprünglichere Verhältnisse vorhanden. Bei *Gryllus* ist im Thorax eine ventrale Trennung der beiden Kategorien durchgeführt.

Die intersegmentale, mediale Dorsoventralmuskulatur gehört der hinteren Gruppe der medialen Dorsoventralmuskeln an. Sie setzt dorsal (im Gegensatz zu *Gryllus*) an der tergalen Platte an, da Präsegmentallamellen fehlen, und zwar immer, im Prothorax nicht ausgeschlossen, am seitlichen tergalen Vorderrande, an Chitinleisten einen festen Angriffspunkt habend. Sternal inseriert sie ebenfalls an kräftigen Chitinverstärkungen an der Apophyse oder an Chitinleisten, die mit ihnen in Verbindung stehen. In der Halshaut ist dieses Prinzip nicht

vollständig durchgeführt. Die *III*, *II*, *I ism* beginnen an der Apophyse selbst. Der *I* ism_2 ist der Abschnürung des Sternellums gefolgt und setzt am stark chitinisierten Seitenrand desselben an. Im Prothorax nimmt die tergale Ansatzstelle der *ism* an der medianen Konzentration nicht teil, wie es bei *Gryllus* der Fall ist; ventral findet ebenfalls zum Unterschiede von *Gryllus* keine medianwärtige Verschiebung der Ansatzstelle längs der Apophyse statt. Sie befindet sich immer am lateralsten Punkte derselben. Die mediale intersegmentale Dorsoventralmuskulatur ist nur im Thorax und in der Halshaut entwickelt. Bei *Gryllus* ist sie in jedem Thoracalsegment durch einen Muskel vertreten, nur in der Halshaut reich differenziert. *Dixippus* weist nur im Metathorax einen einzigen Muskel auf; die beiden andern Thoracalsegmente haben je zwei *ism*; die Halshaut zwei Paar, von denen die *ism* einen typischen Verlauf vom Sternum nach hinten zum Protergum zeigen, wie sämtliche thoracalen *ism* bei *Dixippus* und *Gryllus*. Die *idvm* dagegen verlaufen nach vorn vom Coxosternum zum Hinterhauptsring; die beiden Paare bei *Gryllus* stimmen in ihrem entgegengesetzten Verlauf mit *Dixippus* überein. Eine Differenzierung der intersegmentalen medialen Dorsoventralmuskulatur im Thorax in zwei kräftige Muskeln ist durch die morphologischen Verhältnisse begründet. Ebenso wie in der Halshaut in noch erhöhterem Maße eine allseitige rotatorische Freiheit des Kopfes gewährleistet werden mußte, ist eine größere rotatorische Beweglichkeit des Prothorax bzw. des Mesothorax gegen Mesothorax bzw. Metathorax unbedingt notwendig wegen der auffallenden Längenausdehnung letztgenannter Segmente. Die Zweiteilung der Muskeln bezweckt in Verbindung mit erhöhter Drehungsmöglichkeit bei gleichzeitiger Kontraktion die Beständigkeit der Lagebeziehungen der Segmente zueinander. Eine Ergänzung findet die vielseitige Rotationsfähigkeit der Muskulatur auch durch die Beteiligung der lateralen Dorsoventralmuskeln, wodurch die Aufstellung einer neuen Gruppe, der der intersegmentalen lateralen Dorsoventralmuskeln nötig wird.

Die segmentale mediale Dorsoventralmuskulatur des domens, dvm_1 und dvm_2, bei *Gryllus* embryonal in Verbindung mit einer Zerlegung der dorsalen Längsmuskulatur in fünf Teilmuskeln vorhanden, bleibt bei *Dixippus* samt der Fünfteilung der dorsalen Längsmuskulatur als ein primärer Zustand in der Imago bestehen (vgl. die Ausführungen S. 755). Sie zerfällt in allen Segmenten in eine vordere und eine hintere Gruppe; nach den ventralen Ansatzstellen kann sie im Thorax als eine hintere epimerale, hinter der Pleuralleiste

verlaufende und eine vordere, episternale, vor der Pleuralleiste verlaufende bezeichnet werden. Auf dem weiteren Verlauf aber kreuzt der hintere Muskel dvm_{3+4} die gesamte vordere Muskulatur und setzt vor ihr auf der tergalen Fläche an. Dies weicht von dem Befunde bei *Gryllus* und der hier vorliegenden tergalen, für die flügeltragenden Segmente typischen, Anordnung ab. Bei *Gryllus* müssen somit für die abweichende tergale Anordnung andre Motive maßgebend gewesen sein als bei *Dixippus*. Durch den vorhandenen gekreuzten Verlauf (dvm_{3+4} kreuzt die gesamte episternale mediale Dorsoventralmuskulatur) wird eine große Stabilität bei etwas beschränkter Bewegungsfreiheit begründet. Diese Stabilität ist infolge der morphologischen Verhältnisse erforderlich und auch durch die physiologischen Eigentümlichkeiten der Tiere wohlbegründet. Die mediale segmentale Dorsoventralmuskulatur des Thorax ist sowohl in der episternalen, wie auch in der epimeralen Gruppe gemäß der verschieden gerichteten Beinkinematik in mehrere Muskeln geteilt. Die bei *Dixippus* vorhandenen Teilmuskeln benötigen eine Erklärung ihres Vorhandenseins aus ehemaliger Flügelanlage durchaus nicht. Sie sind aus den Anforderungen der Beinmechanik hinreichend zu verstehen. Ja die Differenzierung ist im Prothorax, auf den ein Einfluß von Flügeln ausgeschlossen ist, besonders reichlich, und hängt hier offensichtlich mit der kräftigeren Beinmechanik zusammen. Daß auf Grund kinematischer Beanspruchung durch die Beinmechanik eine Teilung der Muskeln stattfindet, beweisen z. B. das Vorhandensein eines zweiten medial dorsoventralen Trochantermuskels im Prothorax von *Gryllus*, und die Zerlegung des lateralen Dorsoventralmuskels $ldvm_2$ eben da, sowie in allen Thoraxsegmenten von *Dixippus*. Im Metathorax ist die episternale Gruppe nur durch einen Muskel vertreten, im Mesothorax durch zwei, im Prothorax durch drei. Es liegt also von hinten nach vorn eine sich steigernde Beanspruchung der episternalen Gruppe vor. Bei *Dixippus* sind episternale und epimerale Gruppe im Prothorax gleichwertig, während in den andern Segmenten die hintere gegen die vordere kräftiger erscheint. In der Halshaut fehlt eine episternale Gruppe, da der vordere Segmentbezirk in der Kopfkapsel aufgegangen ist (Voss).

Seitenmuskulatur. Pleuralmuskulatur.
Die dorsoventralen Seitenmuskeln

ziehen vom Seitenrande des Tergums zum Seitenrande des sternalen Bezirks und kennzeichnen so die Ausdehnung der Lateralregion. Im Abdomen genügen dieser Definition der vordere $ldvm_1$ und der

hintere Muskelbelag $ldvm_2$. In den Abdominalsegmenten, im Metathorax und Mesothorax hat die laterale Dorsoventralmuskulatur tergal einen randständigen Ansatz gewahrt. Im Prothorax sind ihre Ansatzstellen mit der allgemeinen medianen Konzentration auch median verlagert. Bei *Gryllus* ist das »topographisch randständige Verhalten« nur im Abdomen durchgeführt. Im ganzen Thorax, vor allem im Prothorax, sind die Ansatzstellen auf der Fläche des tergalen Seitenbezirks verteilt. In den Thoracalsegmenten sind sämtliche Muskeln, mit Ausnahme des Muskelbelags, an das Hüftgelenk angeschlossen. Zur Erhöhung ihrer Leistungsfähigkeit setzen sie bei *Dixippus* nicht nur an der festen thoracalen Seitenwand an, sondern ihre Ansatzstellen sind fast ausschließlich kräftige Chitinleisten, die ihnen als Punctum fixum einen hervorragenden Stützpunkt bieten. Die Beziehung der lateralen zur medialen Dorsoventralmuskulatur in bezug auf ihre Ansätze ist schon ausgeführt. Diese, nur in den sonst flügeltragenden Segmenten so streng durchgeführte scharfe Scheidung bestätigt die Annahme, daß eine frühere Flügelentwicklung hier differenzierend gewirkt hat. Eine sekundäre Rückkehr primärer Verhältnisse, wie es ein Wiederkehren des dlm_5 wäre, ist nach einer so tiefgreifenden Umgestaltung, wie sie eine Flügelanlage hervorruft, nicht zu erwarten. Zudem hat die Beinmechanik die seitlichen tergalen Bezirke für ihre Zwecke in Anspruch genommen. Sternal ist die Trennung eines Ansatzbezirks für mediale und laterale Dorsoventralmuskeln auf dem Innenrand bzw. äußeren Bezirk der Hüfte bei *Dixippus*, wie schon erwähnt, nicht besonders ausgeprägt. Die mediale setzt ausschließlich im Hinterwinkel bzw. Vorderwinkel der Hüfte an. Die Ansatzstellen der lateralen sind am äußeren Hüftrand bzw. vorn am Trochantin verteilt. $ldvm_2$ inseriert zum Unterschied von *Gryllus* am inneren Hüftrand. Direkt am Hinterwinkel und Vorderwinkel setzt keine laterale Dorsoventralmuskulatur an. An der Chitinleiste des Trochantin endigt nur mediale, an der Präcoxalplatte nur laterale Dorsoventralmuskulatur. Dies ist in sämtlichen Thoracalbezirken durchgeführt. Vorn am Trochanter setzen ein medialer und ein lateraler an gleicher Sehne an. In der Verteilung beider Kategorien waltet demnach eine gewisse Gesetzmäßigkeit.

Übereinstimmend mit der Einteilung der medialen Dorsoventralmuskulatur ist auch bei der lateralen eine epimerale und eine episternale Gruppe zu unterscheiden. Beide Gruppen sind bei *Dixippus* gleichstark entwickelt; soweit sie sich auf den Hüftrand beziehen, enthalten sie übereinstimmend in allen Thoracalsegmenten, den Pro-

thorax miteingeschlossen, je zwei Muskeln. Die Beinkinematik beansprucht die episternale und die epimerale Region in gleicher Weise. Bei *Gryllus* weist der episternale Bezirk eine reiche Differenzierung der Muskulatur auf, die durch die große Inanspruchnahme durch die Flügel begründet ist. Der episternale Bezirk im Prothorax beider Tiere stimmt überein hinsichtlich der Anzahl der episternalen Beinmuskeln. Somit ist eine genaue Beurteilung möglich, in welchem Umfang Flügel differenzierend auf die episternale Region der lateralen Dorsoventralmuskulatur einwirken.

Die epimerale Gruppe ist bei *Dixippus* im Mesothorax und Metathorax stärker entwickelt als bei *Gryllus*. Während dort im Prothorax der epimerale Bezirk bedeutender ist als der episternale, ist bei *Dixippus*, wie schon gesagt, das Gleichgewicht in der Beanspruchung beider Bezirke in allen Segmenten gewahrt. In der Halshaut fehlt eine laterale Dorsoventralmuskulatur. Übereinstimmend mit dem Abdomen weisen Meso- und Metathorax einen primitiven, nicht differenzierten Muskelbelag auf, der im Thorax notwendig ist, soweit die abnorme Entwicklung der Segmente in longitudinaler Richtung stattgefunden hat. Sie hat dieselbe Aufgabe wie im Abdomen, nämlich Erhaltung der Beständigkeit der Falten und ist Hilfsmuskulatur bei der Atmung und bei Häutungen. Die schon mehrmals betonten, durch die Form des Tieres gegebenen eigenartigen morphologischen Verhältnisse führten zur Entwicklung einer neuen Gruppe, nämlich der intersegmentalen lateralen Dorsoventralmuskeln. Sie ist nur im Prothorax und Mesothorax vorhanden. Die beiden Muskeln vervollständigen den Mechanismus der intersegmentalen Rotationsfähigkeit. Doch kommt ihnen neben rotatorischer Bedeutung durch ihre besondere Anheftung der Muskelfasern, die keine große Beweglichkeit gestattet, vor allem die Aufgabe der Verfestigung zu, die bei dem Spielraum, welcher der rotatorischen Mechanik in so ausgebildetem Maße gegeben, zur Erhaltung der Lage der betreffenden Skeletteile unbedingt erforderlich ist.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

Im Abdomen sind drei Kategorien unterbrochener Seitenmuskulatur vertreten: ein vorderer sternalpleuraler, ein hinterer tergalpleuraler und ein intrapleuraler Muskel; eine intratergale Muskulatur fehlt. Im Gegensatz zu den thoracalen Verhältnissen ist hervorzuheben, daß die unterbrochenen Seitenmuskeln von einem Punctum fixum, dem tergalen bzw. sternalen Seitenrand zu einem Punctum mobile, der weichen Flankenhaut ziehen. Es ist dies ein typisches Verhalten. Die

tergalen bzw. sternalen Ansatzstellen fallen zusammen mit denen der lateralen Dorsoventralmuskeln. Im Thorax fehlt die tergalpleurale Muskulatur vollständig mit dem Mangel der Flügel. Bei *Gryllus* ist sie im Thorax ebenfalls nur in den flügeltragenden Segmenten vorhanden. Die Kategorie der sternalpleuralen Seitenmuskeln ist im Metathorax und im Prothorax durch pm_5 vertreten, der nicht die reiche Differenzierung der flügeltragenden Segmente aufweist und im Mesothorax wegfällt. Er zeigt ein von der abdominalen unterbrochenen Seitenmuskulatur abweichendes Verhalten, das für die thoracale unterbrochene Seitenmuskulatur typisch ist und sich aus ihrer Funktion ergibt. pm_5 ist ein Beinmuskel, ein Elevator coxae; sein Punctum mobile ist deshalb sternal am Trochantin, während im Abdomen sternal das Punctum fixum liegt. Sein Punctum fixum dagegen bildet die thoracale Seitenwand, die nicht weichhäutig, sondern eine kräftige Chitinplatte ist. Eine unterbrochene Seitenmuskulatur fehlt in der Halshaut.

Intratergale Muskeln sind solche Muskeln, »die von topographisch anscheinend den tergalpleuralen ähnlichen Verhalten im pleurotergalen Seitenbezirk der tergalen Region verlaufen« (Voss). Sie sind nur in den drei Thoracalsegmenten als gleichmäßiger Belag echt tergaler Natur vorhanden. Der Belag gehört im Metathorax und Prothorax dem episternalen Teil des seitlichen Tergums, im Mesothorax der ganzen Länge des Tergums an (vgl. Taf. XVII—XIX, Fig. 6—12). Er nimmt den tergalen Seitenbezirk ein, den im Abdomen dlm_5 einnimmt und setzt im Meso- und Metathorax lateral an der Leiste an, an der auch die laterale Dorsoventralmuskulatur beginnt. Bei *Dixippus* überbrückt der intratergale Belag im Meso- und Metathorax eine tergale Falte, in der ein Tracheenstamm verläuft; im Prothorax befestigt er eine Falte, die sich nach innen über den tergalen Seitenrand legt, am Tergum. Die Muskulatur dient der Erhaltung der Stabilität dieser Falten, besonders bei Häutungen, und ist Atemmuskulatur. Im Meso- und Metathorax trennt sie die beiden Kategorien der Dorsoventralmuskulatur voneinander.

Die Muskulatur der abdominalen Stigmen weist zwei morphologisch verschiedene Arten von Muskeln auf: echte Stigmenmuskeln, intrapleural, und sternalpleurale Stigmenseitenmuskeln. Die beiden thoracalen Stigmen haben keinen echten Stigmenmuskel. Ihre Muskeln sind intrapleurale Seitenmuskeln von sternalpleuralem Verhalten. Durch das Fehlen der echten Stigmenmuskeln und den Unterschied im Peritrema differieren abdominale und thoracale Stigmen wesentlich voneinander. Die Ansatzstellen des doppelten Stigmenmuskels im Probzw. Mesothorax stimmen nicht vollständig miteinander überein.

Die sternale Muskulatur

ist bei *Dixippus* nur wenig differenziert. Sie besteht übereinstimmend in allen drei Segmenten aus drei Muskeln, die am inneren Hüftrande ansetzen. Dazu kommt im Metathorax noch ein Trochanteranteil bm_4, der in den beiden andern Segmenten mit dem Mangel eines Ansatzpunktes, da die getrennt aufsitzenden seitlichen Chitinzapfen der Metapophyse in den andern Segmenten fehlen, wegfällt. Von den Muskeln am Hüftrand setzt bm_1 im Vorderwinkel der Hüfte, bm_3 unmittelbar einwärts hinter ihm, und bm_2 im Hinterwinkel der Hüfte an. Erstere sind in allen Segmenten ziemlich gleich stark. Bei letzterem ist von hinten nach vorn fortschreitend eine starke Abnahme zu konstatieren. Zur Stütze des ganzen Muskelkomplexes der Hüfte ist in allen Segmenten Apophyse und Apodem durch den Gabelseitenmuskel *zm* verbunden, den ich allerdings im Prothorax nur bei einzelnen Tieren und sehr schwach ausgebildet gefunden habe, so daß seine Bedeutung hier nicht groß sein kann. Zur Vervollständigung sei noch im Prothorax *I ifm* als Intersegmentalfaltenmuskel aufgezählt, der bei *Gryllus* im Mesothorax beschrieben ist. Die geringe Entwicklung der sternalen Beinmuskulatur ist charakteristisch in Anbetracht der Flügellosigkeit des Tieres. Da die Dorsoventralmuskulatur vollständig in den Dienst der Beinmechanik gestellt ist, so hat die sternale Muskulatur nur eine nebengeordnete Bedeutung. Sie verteilt sich am Innenrande der Hüfte, während die Dorsoventralmuskulatur hauptsächlich am Seitenrande der Hüfte ansetzt. Letztere ist entschieden kräftiger entwickelt. Die Befunde bei *Gryllus* zeigen übereinstimmend in den mit Flügeln versehenen Segmenten der Imago eine reichentwickelte sternale Beinmuskulatur gegenüber dem Prothorax der Imago und allen Thoracalsegmenten des ersten Stadiums (vgl. Voss 1912). Es dürfte somit erwiesen sein, daß die Dorsoventralmuskulatur primär die Hauptbeinmuskulatur ausmacht und sich die sternale Beinmuskulatur in dem Maße reicher entwickelt, als die laterale Dorsoventralmuskulatur durch die Flügelkinematik in Anspruch genommen wird (vgl. Voss).

2. Zusammenstellung der Muskeln nach den einzelnen Kategorien in den verschiedenen Segmenten.

Die ventrale Längsmuskulatur.

Die Musculi ventrales im Abdomen zerfallen in ein medianes (vlm_{1+1a}) und ein laterales (vlm_2) Bündel. Diese typische Differenzierung (Voss) in zwei Gruppen ist verwischt durch das enge Zusammen-

drängen der beiden Bündel und das Vorhandensein eines kurzen undifferenzierten Muskelbelags unter beiden, intersegmental.

Musculi metasterni, mesosterni, prosterni bestehen in einem einzigen paarigen Bündel *III* vlm_1 doppeltintersegmental, *II vlm* einfach intersegmental, *I vlm* segmental.

Musculi ventrales cephalosterni. Nur vorhanden als lateralpaarige Gruppe von zwei Muskeln vlm_3, vlm_{4+5}.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Musculi dorsales sind im Abdomen typisch fünfteilig. Die Einteilung in Untergruppen ist durch ein lückenloses Nebeneinanderrücken der hinteren Ansatzstellen verwischt. Medianpaarige Gruppe dlm_{1-3}, lateralpaarige Gruppe dlm_{4-5}.

Musculi metanoti fehlen.

Musculi mesonoti: Medianpaarige Gruppe: dlm_{1-3}; lateralpaarige Gruppe: dlm_4, dlm_5 fehlt.

Musculi pronoti. Medianpaarige Gruppe: dlm_{3a-b}. Lateralpaarige Gruppe: fehlt.

Musculi dorsales cephanoti. dlm_1 einfach intersegmental. $idlm_2$ doppelt intersegmental. Lateralpaarige Gruppe fehlt. Als Muskeln mit spezieller Funktion sind vier Nackenfaltenmuskeln verhanden: Fam_{a-b} segmental, Fam_{c-d} intersegmental, dorsale und ventrale Längsmuskulatur dienen der intersegmentalen Bewegungsmechanik.

Die Dorsoventralmuskulatur (mittlere mediale innere echte).

Musculi dorsoventrales.

a) Intersegmentale Gruppe (*ism* und *idvm*). Im Abdomen nicht vorhanden. Im Metathorax einheitlich (*typ.*), im Meso- und Prothorax zweiteilig (*typ.*); in der Halshaut zweiteilig (*typ. ism*) und zweiteilig entgegengesetzt gerichtet (*idvm*).

b) Gruppe des vorderen medialen Dorsoventralmuskels. Im Abdomen: dvm_1; im Thorax: Metathorax: Trochanteranteil dvm_5, Hüftanteil fehlt; Mesothorax: Trochanteranteil dvm_5, Hüftanteil $dvm_{6(1)}$, Prothorax: Trochanteranteil dvm_5, Hüftanteil dvm_{1+6}. In der Halshaut fehlt die vordere Gruppe.

c) Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels. Im Abdomen dvm_2; im Thorax: Trochanteranteil fehlt, Hüftanteil dvm_2, dvm_{3+4}. In der Halshaut $dvm_{2a, b, c}$.

Die Seitenmuskulatur. Dorsoventrale lange Seitenmuskeln.

Musculi dorsoventrales laterales. *ldvm*. In der Halshaut nicht vorhanden.

a) Intersegmentaler *ildvm* als paariger Muskel nur im Meso- und Prothorax ausgebildet.

b) Gruppe des vorderen episternalen *ldvm*. Im Abdomen: $ldvm_1$; im Thorax: Trochanteranteil $ldvm_3$; Trochantinmuskel $ldvm_1$. Hüftanteil fehlt. Muskelbelag in Meso- und Metathorax.

c) Gruppe des hinteren epimeralen *ldvm*. Im Abdomen: $ldvm_2$; im Thorax: $ldvm_2$, $ldvm_{2a}$ an den Hüftrand. Torchanteranteil fehlt.

Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.

Kurze Flankenmuskeln, Musculi laterales *pm*, in der Halshaut nicht vorhanden.

Sternalpleurale Muskulatur nur vorn episternal entwickelt, im Abdomen als Musculus lateralis parastigmaticus, im Meta- und Prothorax als einheitlicher pm_5, im Meta- und Mesothorax als Muskelbelag, im Meso- und Prothorax als sternalpleurale Stigmenmuskulatur.

Tergalpleurale Muskulatur, nur im Abdomen als Muskelbelag vorhanden und im hinteren Seitenbezirk entwickelt.

Intratergale Muskulatur, fehlt im Abdomen und in der Halshaut, ist im Thorax als Muskelbelag in allen Segmenten vorhanden. Im Meta- und Prothorax episternal, im Mesothorax episternal und epimeral.

Intrapleurale Muskulatur. Echter Stigmenmuskel, Musculus lateralis peritrematis stim. nur an den abdominalen Stigmen.

Die sternale Muskulatur.

Musculi sternales *bm*, *zm*, *ifm* fehlen im Abdomen. *bm* als sternale Beinmuskeln im Metathorax bm_{1-4}; im Mesothorax bm_{1-3}, Prothorax bm_{1-3}, *zm* im Thorax als Verbindung zwischen Apodem und Apophyse, *ifm* im Prothorax als Intersegmentalfaltenmuskel.

3. Zusammenfassung der typischen Charaktere eines flügellosen Insekts erläutert an Dixippus.

Da die kinematischen Aufgaben das Vorhandensein von Muskeln zu ihrer Ausführung bedingen, die Muskulatur ihrerseits gestaltend auf die Skelettverhältnisse wirkt, so ist es selbstverständlich, daß durch das Fehlen der Flügel die Muskulatur unter dem Zeichen mangelnder Flugmechanik steht, daß die vereinfachte Muskulatur ihrerseits wiederum weiter vereinfachte Skelettverhältnisse bedingt. Denn es besteht eine »unmittelbare Abhängigkeit der Skelettgebilde von kinematischen Auf-

gaben, die ihnen durch die Muskulatur vermittelt wird« (Voss). Es seien die Charaktere eines flügellosen Insekts, wie sie sich in Skelett und Muskulatur bei *Dixippus* nach vergleichender Betrachtung mit geflügelten Formen ergeben, umfassend zusammengestellt.

Die Stabform, der die Tiere den Namen Stabheuschrecken verdanken, ist an sich schon wenig geeignet zum Fliegen. Die große Längenausdehnung des Meso- und Metathorax, die charakteristischerweise bei den geflügelten Verwandten nicht vorhanden ist, macht ein Fliegen unmöglich, da mit dem Besitz von Flügeln eine größere oder geringere Konzentration des Thorax notwendig verbunden sein muß. Die geringe Wölbung des Tergums zeigt, daß der Thorax keine gut entwickelte Muskulatur, wie sie eine Flugmechanik erfordert, in sich schließt. Sie geht zusammen mit dem Mangel der Phragmen und Reduktion des dorsalen Flügellängsmuskels. Die Chitinplatten, aus denen die Thoraxsegmente zusammengesetzt sind, zeigen an abdominale Verhältnisse grenzende Einfachheit und Einheitlichkeit. Sämtliche Terga sind ungegliederte Platten; die für flügeltragende Segmente typische Differenzierung in verschiedene Sklerite, die Präsegmentallamellen zur Trennung intersegmentaler Mechanik von der Bein- und Flügelmechanik fehlen. Auch läßt sich in keiner Weise ein Rückschlag in primitive Skelettzerlegung, welche Prell z. B. an Eosentomen erläuternd als morphologische Grundlage für die Insekten a priori voraussetzen möchte, nachweisen, ein Rückschlag, welcher nach dem Fortfall einer die Skelettverhältnisse sekundär beeinflussenden Flugfunktion in Analogie zu ähnlichen Verhältnissen bei andern Tieren nahe liegen könnte. Endoskelettale Bildungen, die für eine Flugmechanik unentbehrlich sind, vor allem die Phragmen zum Ansatz des der indirekten Flugmechanik dienenden dorsalen Längsmuskels sind nicht vorhanden, sondern nur die einfachen Vorderrandsleisten, wie sie im Abdomen vorkommen.

Sternal ist die Rückbildung und geringe Entwicklung des Endoskeletts ebenso typisch für den Mangel an Flügeln. Die Apophysen sind kaum etwas anderes als mehr oder weniger kräftige Leistenbildungen. Nur im Metathorax sitzen jederseits der medianen, vorn gegabelten Leiste zwei kurze Chitinzinken auf; nach vorn ist von Segment zu Segment eine größere Rückbildung bemerkbar. Im Mesothorax fehlen die Zinken; im Prothorax ist eine unpaare Apophyse in Form einer Leiste, an Stelle der paarigen Apophyse eine Leiste mit medianem verstärktem Chitinbezirk vorhanden; eine Ähnlichkeit mit der typischen Furca ist nicht mehr zu erkennen.

Mäßig entwickelt ist auch die thoracale Seitenwand; Epimerum

und Episternum sind eine einheitliche feste Chitinplatte, die kontinuierlich in den tergalen Bezirk übergeht, da die Beinmechanik zwischen den tergalen Ansatzstellen ihrer Muskulatur einerseits und dem Hüftgelenk anderseits einen einheitlichen festen Skelettbezirk erfordert (vgl. zwischen Imago und Larve von *Gryllus*). Neben der niedrigen einheitlichen thoracalen Seitenwand ist die geringe Ausgestaltung der Pleuralleiste typisch; nicht sehr kräftig, kurz, ermangelt sie tergal jeder Entwicklung und Ausbildung eines Pleuralgelenkkopfes (letzterer vorhanden im Meso- und Metathorax der Imago von *Gryllus*, fehlt im Prothorax der Imago, sowie bei der Larve in allen Thoracalsegmenten).

Die Muskulatur zeigt die Charaktere der Flügellosigkeit

1. durch das Fehlen spezieller Flügelmuskeln, die direkt oder indirekt mit der Flugmechanik in Beziehung stehen;

2. durch das Fehlen der Muskulatur, die sich auf die durch die Flugmechanik erforderlichen skelettalen Differenzierungen bezieht;

3. durch das Fehlen von Ersatzmuskeln für Muskulatur, die bei geflügelten Formen sekundär in den Dienst der Flügel gestellt wird;

4. in Abweichungen des Verlaufs und der Anordnung vorhandener Muskulatur, die bei geflügelten Formen durch die Flugmechanik in typischer Weise beeinflußt werden.

Zu 1: Spezielle Flugmuskeln, die der medialen und der lateralen Dorsoventralmuskulatur angehören, fehlen bei *Dixippus* zugleich mit Mangel der Flügel, wie ein Vergleich mit den geflügelten Segmenten der Imago von *Gryllus* einerseits und des Prothorax der Imago und der Larve mit noch nicht entwickelter Flugmechanik anderseits lehrt. Die Differenzierung der medialen und lateralen Dorsoventralmuskulatur zeigt, daß die Beinmechanik allein durch eine Zerlegung ihrer Kinematik in verschiedene Komponenten imstande ist, tergal differenzierend auf die Muskulatur zu wirken und daher die Hauptteilmuskeln der verschiedenen Gruppen bei *Dixippus* in den einzelnen Thoracalsegmenten mehr oder weniger vollständig vorhanden sind. Voss sagt im Anschluß an ähnliche Verhältnisse bei *Gryllus*: »Die Beispiele für Muskelzerlegung werden erklärt durch verschieden gerichtete, mit der Beinmechanik verknüpfte Kraftrichtungen, deren jeweilige besondere Feinheiten in verschiedenem Grade dadurch zum Ausdruck kommen.« Doch baut die Flugmechanik die bereits durch die Beinkinematik bewirkten Differenzierungen weiter aus. Deshalb fehlen bei *Dixippus* die speziell im Dienst der Flügel stehenden Teilmuskeln. Von den hinteren medialen Dorsoventralmuskeln ist der in flügeltragenden Segmenten deutlich zwei- oder mehr-

teilige dvm_{3-4} fast einheitlich; ebenso in der vorderen Gruppe der dvm_{1-6}; dvm_{1-6} fehlt im Metathorax ganz; dafür ist der mediale Trochantermuskel dvm_5, der in flügeltragenden Segmenten Flügelmuskel ist, samt seinem Ersatzmuskel bm_4 vorhanden; letzterer nur im Metathorax, wo dvm_{1-6} fehlt. dvm_5 und bm_4 als Elevatoren genügen demnach der Aufgabe, die in den andern Segmenten durch dvm_5 und dvm_{1-6} ausgeführt wird. Von den vier vorderen lateralen Dorsoventralmuskeln bei *Gryllus* sind bei *Dixippus* ebenso wie im Prothorax von *Gryllus* nur zwei vorhanden, da die beiden andern speziell Flügelmuskeln sind. Der pm_5 ist einfach im Gegensatz zu seiner reichen Differenzierung in flügeltragenden Segmenten. Im Metathorax fehlt die dorsale Längsmuskulatur bei dem Mangel indirekter Flugmechanik (vgl. auch Libellen).

Zu 2: Die gesamte tergalpleurale Muskulatur, die sich auf Flügelgelenkplatten, Präsegmentallamellen usw. bezieht, fehlt bei *Dixippus* mit dem Mangel einer Funktion und Funktionsbasis bei fehlender Differenzierung des Skeletts.

Zu 3: Als Ersatzmuskulatur für Dorsoventralmuskeln, die sekundär in den Dienst der Flugmechanik treten, setzt eine hochentwickelte und reichdifferenzierte sternale Beinmuskulatur ein. Da bei *Dixippus* die Dorsoventralmuskulatur ausschließlich im Dienst der Beinmechanik steht, ist die sternale Beinmuskulatur als Hilfsmuskulatur nur wenig differenziert (vgl. Prothorax von *Gryllus*).

Zu 4: In geflügelten Segmenten nimmt die dorsale Längsmuskulatur Bezug auf Phragmen und Präsegmentallamellen, die natürlich bei *Dixippus* fehlen. Die dorsale Längsmuskulatur weist daher primäre abdominale Verhältnisse auf, soweit nicht andre ändernde Faktoren in Betracht kommen. Die mediale Dorsoventralmuskulatur zeigt in ihrer tergalen Anordnung eine vollkommene Abweichung von der typischen Lagebeziehung in geflügelten Segmenten. Auch die Richtung der dorsoventralen Muskulatur, die von der Hüfte sehr schräg aufwärts nach vorn geht, weicht ab von der typisch mehr oder weniger senkrecht aufsteigenden Muskulatur bei geflügelten Formen.

4. Zusammenstellung der Befunde in Skelett und Muskulatur, die den primär pterygoten Charakter von Dixippus zeigen.

In der Einleitung versuchte ich den allgemeinen Beweis zu führen, daß *Dixippus* ein primär pterygotes Insekt ist. Nach der Untersuchung von Skelett und Muskulatur lassen sich auf Grund vergleichender Betrachtungen verschiedene spezielle Beweispunkte für den sekundären Verlust von Flügeln aufstellen. Ein Vorhandensein von rudimen-

tierenden Flügelmuskeln konnte nicht festgestellt werden. Es kommt zwar vor, daß Differenzierungen von Muskeln vorliegen, die nur aus dem früheren Vorhandensein einer physiologischen Aufgabe zu erklären sind, die im Laufe der Entwicklung verloren gegangen ist, z. B. Dorsoventralmuskeln im 1. und 2. Abdominalsegment von Ephemerella, die nur in Beziehung zu bringen sind mit dem ehemaligen Besitz von Tracheenkiemen. Es ist sogar eine graduelle Abstufung der Differenzierung vorhanden. Im ersten Segment sind die Muskeln schon wieder stärker vereinfacht. Hier müssen die Kiemen früher geschwunden sein. »Das dauernde Fehlen einer Funktion führt zum gänzlichen Schwund von Muskeln. Das zeigt sich im Fehlen der direkten Kiemenmuskeln im ersten und zweiten Abdominalsegment von Ephemerella und im Mangel an abdominaler Pleuralmuskulatur bei Ephemeriden überhaupt« (Dürken 1907). Voss 1904—05 hat bei der Imago von *Gryllus*, aber nicht bei der Larve, Fälle beobachtet, daß funktionslose Muskeln als rudimentäre Organe erhalten geblieben sind. »Es zeigt sich, daß Muskeln leicht gänzlich verschwinden, wenn funktionelle Aufgaben fortfallen« (embryonale mediale Dorsoventralmuskulatur des Abdomens, Teile der Nackenmuskulatur des ersten Stadiums bei *Gryllus*, Voss 1912). Da weiterhin die Muskulatur in inniger Wechselbeziehung zum Skelett steht und die Ausgestaltungen des Skeletts unmittelbar abhängig von der Muskulatur sind, so ist nicht anders zu erwarten, als daß mit dem Schwund der Muskeln eine Vereinfachung des Skeletts erfolgt ist. Nur noch zwei skelettale Befunde weisen direkt auf den Charakter von *Dixippus* als sekundär apterygotes Insekt hin: Die weitgehende Verschmelzung des ersten Abdominalsegmentes mit dem Thorax und die Artikulation der Pleuralleiste mittels Gelenkkopf am Hüftrand, ersteres, zum festen Anschluß und zur Konzentration des Abdomens mit dem Thorax, für die Flugmechanik unentbehrlich, letzteres »um ein festes Widerlager für die Coxalmuskeln abzugeben, die sich bei geflügelten Insekten an der Zusammensetzung der Flugmuskulatur beteiligen«. »Um ein festes Widerlager ... artikuliert bei fast allen fluggewandten Insekten die Coxa dorsolateral direkt mit der Pleuralleiste unter Durchbrechung des dorsalen Subcoxalbogens« (Prell).

Die sonst flügeltragenden Segmente zeigen bei *Dixippus* in Skelett und Muskulatur eine große Übereinstimmung gegenüber dem Prothorax, der schon frühzeitig eine eigene Entwicklungsrichtung genommen hat, als die Verhältnisse im Metathorax und Mesothorax noch unter dem Einfluß der Flügelmechanik gestanden haben dürften. Wenn

auch Skelett und Muskulatur des Meso- und Metathorax jetzt deutlich zeigen, daß durch Beeinflussung der Beinmechanik und andre physiologische Verhältnisse, wie die eigenartigen Lebensbedingungen der Tiere, ihre kataleptischen Zustände, eine von den typischen Verhältnissen eines pterygoten Thorax abweichende Entwicklung Platz gegriffen hat, so dürfte diese Entwicklung übereinstimmend in Meso- und Metathorax erst sekundär eingesetzt haben, nachdem die Ausbildung des Prothorax in seinem jetzigen Zustand schon mehr oder weniger abgeschlossen war.

Die Skelettbezirke der beiden Segmente sind fast vollkommen gleich. Sie zeigen die ungewöhnliche Längenausbildung, die sich nicht auf den Prothorax erstreckt.

In der Muskulatur zeigt die Anordnung und die Lagebeziehung der Dorsoventralmuskulatur deutlich primär unter dem Einfluß der Flugmechanik eingeschlagene Entwicklungsrichtung, die so tiefgreifend gewesen ist, daß die sekundär einsetzende Vereinfachung aller Beziehungen sie nicht mehr ganz hat verwischen können. Die scharfe tergale Sonderung einer lateralen Dorsoventralmuskulatur, die am tergalen Seitenrande ansetzt und einer medialen Dorsoventralmuskulatur, die lateral auf dem medialen Tergit beginnt, ist nur aus dem primären Besitz von Flügeln zu erklären und im Prothorax dementsprechend nicht vorhanden. Voss sieht nach seinen Untersuchungen die beiden Kategorien der Dorsoventralmuskeln als »den Ausdruck einer gegebenen morphologischen Grundlage für die Pterygota an«. Die Trennungszone, die dem Raum des fehlenden dlm_5 entspricht und bei geflügelten Formen von der Flügelanlage in Anspruch genommen wird, ist bei *Dixippus* durch einen intratergalen Muskelbelag markiert. Unterschiedlich vom *Gryllus* ist eine scharfe Trennung der beiden Kategorien der Dorsoventralmuskeln am Hüftrand bei *Dixippus* nicht vorhanden. Voss nimmt an, daß die ventrale Differenzierung durch die Beinmechanik die primäre ist und diese dann tergal differenzierend wirkt. Analog dazu müßte sie dann bei *Dixippus* auch ursprünglich vorhanden gewesen sein und die tergale Scheidung bewirkt haben. Mit dem Wegfall der Flügel und unter der Bezugnahme auf besondere kinematische Aufgaben der Beinmechanik ist die Muskulatur am Hüftrand dann sekundär vereinfacht bzw. zusammengerückt. Tergal aber ist die Teilung geblieben, weil die Ausgestaltung der Trennungszone zu tiefgreifend bzw. weil der pterygote Charakter ein unverwischbarer archaistischer Zug der geflügelten Insekten ist. Die laterale Dorsoventralmuskulatur setzt an der thoracalen Seitenwand an, die somit tergale Bestandteile

enthält, weshalb die Bezeichnung Pleuralregion für dieselbe unzutreffend ist und Voss den prägnanteren Ausdruck »thoracale Seitenwand« geprägt hat, die kein morphologisch einheitlicher Bezirk ist, und sowohl die eigentlichen Pleuren als auch tergale Bestandteile enthält. Die thoracale Seitenwand, die im Ansatzbezirk der thoracalen Dorsoventralmuskulatur also tergale Bestandteile enthalten muß, ist von dem topographischen Tergum, das morphologisch nur den medianen Teil des Tergums ausmacht, und die Ansätze der medialen Dorsoventralmuskulatur trägt, durch eine trennende Falte, die von intratergaler Muskulatur überbrückt wird, geschieden. Dies ist eben jener Bezirk, der früher die Flügel getragen haben muß.

Die Verhältnisse in der vorderen lateralen Dorsoventralmuskulatur sind in ihrer jetzigen Ausgestaltung ebenso durch das primäre Vorhandensein von Flügeln beeinflußt. Von dem primären Beinmuskel des Hüftrandes $ldvm_4$ differenzieren sich die Teilmuskeln $ldvm_1$ und $ldvm_{1a}$ als Flügelmuskeln sekundär ab und wandern an den Trochantin. In dieser Dreiteiligkeit kommt der Muskel nur in den flügeltragenden Segmenten vor (*Gryllus*). Im Prothorax ist entsprechend nur der Stammuskel $ldvm_4$ am Hüftrande vorhanden. Bei *Dixippus* ist diese Gruppe durch einen Muskel vertreten, der am Trochantin ansetzt. Der zu erwartende primäre Hüftmuskel $ldvm_4$ ist demnach ausgefallen. Von den Teilmuskeln, die während des Vorhandenseins der Flügel differenziert waren, ist mit dem Wegfall der Flügel ein Muskel, und zwar ein Anteil des Trochantin, als Beinmuskel erhalten geblieben, während die andern Teilmuskeln ausgefallen bzw. zu einem Anteil des Trochantin vereinfacht worden sind. Möglich ist dies ohne weiteres; denn die Ausscheidung bei Ablösung von Muskeln beschränkt sich nicht einmal auf Muskeln einer Kategorie, sondern kann sich sogar auf Muskeln verschiedener Kategorien erstrecken, z. B. $III\ dvm_5$ tritt ein für $dvm_{6(1)}$, $III\ bm_4$ für dvm_5 usw.

5. Einige Bemerkungen im Anschluß an die übersichtliche Zusammenstellung der Muskulatur.

Im Metathorax beteiligen sich an der Bewegung der Beine im episternalen Bezirk vier verschiedene Muskelkategorien: die mediale Dorsoventralmuskulatur, *dvm*, die laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm*, die sternalpleurale Flankenmuskulatur *pm*, die sternalen Beinmuskeln *bm*. Dieselben Kategorien sind auch im sternalen Bezirk des Prothorax vertreten. Im Mesothorax fehlt von den vier Kategorien

ein Vertreter der sternalpleuralen Flankenmuskulatur. Im epimeralen Bezirk beteiligen sich in allen Segmenten an der Beinbewegung *dvm*, *ldvm* und *bm*.

Wenn sich in einem bestimmten Skelettbezirk verschiedene Muskeln zu gleichartiger Funktion vereinigen, so gehören sie verschiedenen Kategorien an, z. B. im Hinterwinkel der Hinterhüfte setzen an: dvm_2, $ldvm_2$, bm_2; vorn am Trochanter der Hinterhüfte: dvm_5, $ldvm_3$, bm_4. Es bestätigt sich das Walten einer »Regel der gleichartigen Beteiligung verschiedener Muskelkategorien in gleichen Bewegungsbezirken bei gleichen Bewegungsvorgängen« (Voss).

Ein Überblick über die Muskulatur bei *Dixippus* zeigt, daß die aus morphologischem Zwang äquivalente Beteiligung der einzelnen Muskelkategorien zu physiologisch kinematischer Beanspruchung in einem bestimmten Bewegungsbezirk eine allgemeine Vereinfachung zeigen kann zugunsten der einen oder der anderen Kategorie. Diese Regel ist ein allgemeines Charakteristikum für abgeleitete spezialisiertere Formen, wie *Dixippus* in ausgesprochener Weise ist. Die Bedingungen des Ausfalls einer Muskelkategorie können verschieden sein. Die embryonale mediale Dorsoventralmuskulatur von *Gryllus* schwindet aus kinematischen Gründen. Die gesamte dorsale Längsmuskulatur des Metathorax bei *Dixippus*, im ersten Stadium vorhanden, schwindet mit der tergalen vollständigen Vereinheitlichung des Tergums des Segmentum medianum mit dem Metatergum. Sie fällt weg in Ermangelung indirekter Flugmechanik, sowie mit dem Fehlen eines intersegmental beweglichen Bezirks. Im Prothorax ist der intersegmentale ventrale Längsmuskel nicht vorhanden, wohl nur aus morphologischen Gründen. Im Mesothorax fehlt eine sternalpleurale Beinmuskulatur; im Meso- und Prothorax ein sternaler Beinmuskel des Trochanter. Für ihn tritt ein medialer Dorsoventralmuskel ein.

Anderseits können aus besonderen morphologischen Gründen neue Mukelkategorien entstehen oder Zerlegungen sonst typisch einheitlicher Muskeln auftreten. Die außerordentlich langen transversal ungegliederten Segmentbezirke des Meta- und Mesothorax erfordern besondere rotatorische Beweglichkeit der Segmente gegeneinander mit gleichmäßiger Sicherung der Lagebeziehung. Dies hat zu dem neuen Typus eines intersegmentalen lateralen Dorsoventralmuskels geführt, der die Funktion der medialen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln ergänzt. Letzterer, im Thorax sonst immer als einheitlicher Muskelstrang beschrieben, zerfällt durch besondere kinematische Beanspruchung in zwei kräftige Teilmuskeln. Daß bei besonderer Inanspruch-

nahme eine Muskelkategorie oder einzelne Muskeln weitere Differenzierungen aufweisen, ist eine häufig wiederkehrende Tatsache (Voss 1905 und 1912; Dürken 1907; Roux 1883).

Umgekehrt fallen Muskeln aus mit dem Aufhören einer Funktion, wie schon wiederholt hervorgehoben ist. Die Differenzierungen der Muskulatur bedingen einerseits eine entsprechende skelettale Ausgestaltung (Voss, Dürken), anderseits fehlt mit einem Muskel auch unmittelbar die skelettale Differenzierung oder endoskelettale Bildung, auf die er Bezug hat, und umgekehrt. So fällt ein *II* bm_4, sowie *I vlm* aus, deren homologe Muskeln im Metathorax an zwei getrennt aufsitzenden Apophysenzinken ansetzen. Mit dem Fehlen der Muskeln sind im Mesothorax auch die beiden Zinken verschwunden.

Eine größere Angleichung der Verhältnisse bei *Dixippus* an diejenigen des ersten Stadiums von *Gryllus* mehr als an die Imago, abgesehen von den Befunden in den sonst flügeltragenden Segmenten zeigen, daß wir bei *Dixippus* primäre Verhältnisse vor uns haben. So weist das Abdominaltergum von *Dixippus* übereinstimmend mit dem ersten Stadium von *Gryllus* eine fünfteilige dorsale Längsmuskulatur auf. Die einwärts von dlm_5 auf dem medialen abdominalen Tergum ansetzenden Dorsoventralmuskeln entsprechen den medialen Dorsoventralmuskeln des Übergangszustandes des ersten Stadiums von *Gryllus*. Muskeln, die bei der Imago von *Gryllus* gekreuzt sind, sind bei *Dixippus* und der Larve von *Gryllus* übereinstimmend nicht gekreuzt, z. B. *I* dlm_{3a} und *I* dlm_{3b}. Der Verlauf und die Lagebeziehung des $Oidvm_1$ und $Odvm_{2a}$ entsprechen, abweichend von der Imago von *Gryllus*, im ersten Stadium genau den gleichnamigen Muskeln bei *Dixippus*.

Ganz allgemein deutet der bei *Dixippus* in allen Segmenten in den verschiedensten Kategorien, vor allem in der Seitenmuskulatur wiederkehrende diffuse Muskelbelag, der sich nicht zu wohlabgegrenzten Bündeln mit geteilten Kraftrichtungen differenziert hat, auf ziemlich primitive Verhältnisse hin.

Die ganze Anordnung der Muskulatur, die Lagebeziehungen der einzelnen Muskeln zueinander, gewährleisten eine große Stabilität des Tierkörpers, die auch in den ausgedehnten, ungegliederten Skelettbezirken zum Ausdruck kommt und durch die physiologischen Eigentümlichkeiten der Tiere wohlbegründet ist.

Literatur.

AMANS, Comparaisons des organes du vol dans la série animal. Des organes du vol chez les insectes. Annal. d. sciences naturelles. Zool. VI. sér. Tome XIX. Art. No. 2. 1885.

ANDOUIN, Recherches anatomiques sur le thorax des animaux articulés et celui des insectes hexapodes en particulier. Annales des sciences naturelles. Tome I. 1824.

BAUER, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

BERLESE, Gli Insetti. Loro organizzazione sviluppo abitudini e rapporti coll' uomo. Volume primo. Milano 1909.

BÖRNER, Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen VERHOEFFS. Zool. Anzeiger. Bd. XXVI. 1909.

BRUNNER und REDTENBACHER, Die Familie der Phasmiden. 1908.

BURMEISTER, Handbuch d. Entomologie. Berlin 1832.

CHABRIER, Essai sur le vol des Insectes. Mémoires du Muséum d'histoire naturelle. 1821.

CRAMPTON, A contribution to the comparative morphology of the thoracic skelerites of Insects. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. LXI. 1909. (p. 3—54).

DÜRKEN, Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907.

GODELMANN, ROBERT, Beiträge zur Kenntnis von Bacillus rossii. Arch. f. Entwicklungsmechanik. 1901.

GRABER, Fortgesetzte Untersuchungen über die nachembryonale Entwicklung und die Cuticula der Geradflügler. (Aus dem 1. Programm des k. k. 2. Staatsgymnasiums in Graz.) 1870.

— Die Insekten. München. Teil I: Der Organismus der Insekten. 1877.

KARNY, Flugorgane bei den Orthopteren. Zool. Jahrb. Abteil. für allgem. Zool. Bd. XXXIII. 1913.

KLEUKER, Über endoskelettale Bildungen der Insekten. Diss. Göttingen 1883.

KOLBE, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

v. LENDENFELD, Der Flug der Libellen. Sitzungsber. d. k. u. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Klasse. Jahrg. 4. Bd. LXXXIII. 1881.

LUKS, Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. u. Mediz. Bd. XVI.

PRELL, Das Chitinskelett von Eosentomen. Zoologica. Heft 64.

ROUX, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. Jenaische Ztschr. f. Naturw. u. Med. 1883.

SNODGRASS, The thorax of Insects and the articulation of the wings. Proc. U. S. National Mus. XXXVI. 1909.

— The thorax of Hymenoptera. Proc. U. S. Nat. Mus. XXXIX. p. 37—91. 1911.

STRAUSS-DÜRKHEIM, Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. Paris-Straßburg-Brüssel 1828.

VERHOEFF, Über den Mikrothorax der Insekten. Zool. Anz. XXV. 1902.

Voss, Über den Thorax von Gryllus dom. Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. C. Heft 4 und Bd. CI. Heft 3 und 4. 1905.
Voss, Über den Thorax von Gryllus dom. mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVIII. 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1 (Vergrößerung dreifach). Innenansicht des Chitinskeletts, in der ventralen Medianlinie aufgeschnitten und flächenhaft ausgebreitet. Verstärkungen und Faltungen des Chitins sind auf allen Abbildungen der Tafel durch helle Linien und Schattierungen dargestellt, da die Negative bedeutend schärfere Differenzierungen und Kontrastwirkungen ergaben als Positive.

H, Halshaut; *I A*, Protergum; *II A*, Mesotergum; *II* pl_1, Episternum des Mesothorax; *II* pl_2, Epimerum des Mesotherax; *II ap*, Chitinleiste des Mesothorax; *II lp*, Pleuralleiste des Mesothorax; *III t*, Metatergum; *III* pl_1, Episternum des Metathorax; *III z*, paariger ventraler Chitinzinken des Metathorax; *III lp*, Pleuralleiste des Metathorax; *Ia t*, Tergum des Segmentum medianum; *Ia ph*, Lateralregion des Segmentum medianum; *IIa t*, Tergum des zweiten Abdominalsegments; *IIIa t*, Tergum des dritten Abdominalsegments.

Fig. 2 (Vergr. dreifach). Innenansicht des Chitinskeletts in der dorsalen Medianlinie aufgeschnitten und flächenhaft ausgebreitet.

H, Halshaut; *I*, Prothorax; *I t*, Tergum; *I st*, Sternum; *I est*, Sternellum; *I cst*, Coxosternum; *I* pl_1, Episternum; *I* pl_2, Epimerum des Prothorax; *I lp*, Pleuralleiste des Prothorax; *II*, Mesothorax; *II st*, Sternum; *II* pl_1, Episternum; *II* pl_2, Epimerum; *II ap*, Chitinleiste; *II lp*, Pleuralleiste des Mesothorax; *II pa*, Mesapophyse; *III*, Metathorax; *III st*, Sternum; *III* pl_1, Episternum; *III* pl_2, Epimerum; *III z*, paariger ventraler Chitinzinken; *III lp*, Pleuralleiste des Metathorax: *III pa*, Metapophyse; *Ia*, Segmentum medianum; *Ia t*, Tergum; *Ia st*, Sternum; *Ia ph*, Lateralregion; *IIa* , 2. Abdominalsegment; *IIa t*, Tergum; *IIa st*, Sternum; *IIa ph*, Lateralregion; *IIIa*, 3. Abdominalsegment.

Fig. 3, 4, 5. Hüftgelenke des Pro-, Meso- und Metathorax, linke Körperhälfte, Innenansicht, etwa 18fach vergrößert. Zur Erklärung vergleiche man Textfig. 1, 2, 3, welche dieselben Bezirke durch einfache Linien darstellen.

Tafel XVIII.

Innere Ansicht der linken Thoraxhälfte.

Schematische Darstellung zur Übersicht über die Thoracalmuskulatur.

Schema 2: Mesothorax und Metathorax mit anschließendem Segmentum medianum.

Schema 3: Prothorax mit anschließender Halshaut.

o, Halshaut; *I*, *II*, *III*, Pro-, Meso-, bzw. Metathorax; *Ia*, Segmentum medianum; *t*, Tergum; *st*, Sternum; *cst*, Coxosternum; *est*, Sternellum; *lp*, Pleuralleiste; *c*, Hüftgelenkkopf; *a*, Vorderwinkel; *b*, Hinterwinkel der Hüfte; *pa*, paarige, *ua*, unpaare Apophyse; pl_1, Episternum; pl_2, Epimerum; *A*, Kehlplatte.

Die Muskeln sind durch Linien dargestellt; die Größe ihrer Ansatzflächen ist durch umrandete, punktierte Flächen angedeutet. Zur Erleichterung der Übersicht sind für die verschiedenen Muskelkategorien verschiedene Farben angewendet.

dlm, dorsale Längsmuskeln; *vlm*, ventrale Längsmuskeln; *ism*, *idvm*, intersegmentale Dorsoventralmuskeln; *dvm*, mediale Dorsoventralmuskeln; *ldvm*, laterale Dorsoventralmuskeln; *pm*, unterbrochene Seitenmuskulatur; *bm*, sternale Beinmuskulatur (*zm*, *ifm*); *stm*, Stigmenmuskel; *Fam*, Halshautfaltenmuskel.

Tafel XIX.

Fig. 6. Die Thoraxmuskulatur der rechten Körperhälfte in situ, von der Medianlinie aus präpariert (Vergr. etwa 4fach).

Fig. 7. Die Muskulatur der rechten Seite des Meso- und Metathorax mit einer abnormen Entwicklung des *dvm* 3 und 4 (Vergr. etwa $4^1/_2$fach).

Fig. 8. Die Muskulatur der rechten Körperhälfte des Metathorax und Segmentum medianum, ebenso wie auf allen folgenden Abbildungen von der Medianlinie aus präpariert. Der Stern bezeichnet einen abnorm auftretenden dorsalen Längsmuskel des 2. Abdominalsegments (Vergr. wie auch in Fig. 9, 10, 11, 12 etwa 10fach).

Fig. 9. Die Muskulatur der rechten Körperhälfte des Metathorax und Segmentum medianum; die innersten Muskeln sind wegpräpariert, um die seitlichen äußeren freizulegen.

Fig. 10. Muskulatur der rechten Hälfte des Mesothorax, innerste Schicht.

Fig. 11. Muskulatur der rechten Hälfte des Mesothorax, innerste Schicht wegpräpariert, um die äußere freizulegen.

Fig. 12. Muskulatur der rechten Hälfte des Prothorax.

Die abgekürzten Muskelnamen stimmen mit denen von Taf. XVIII überein.

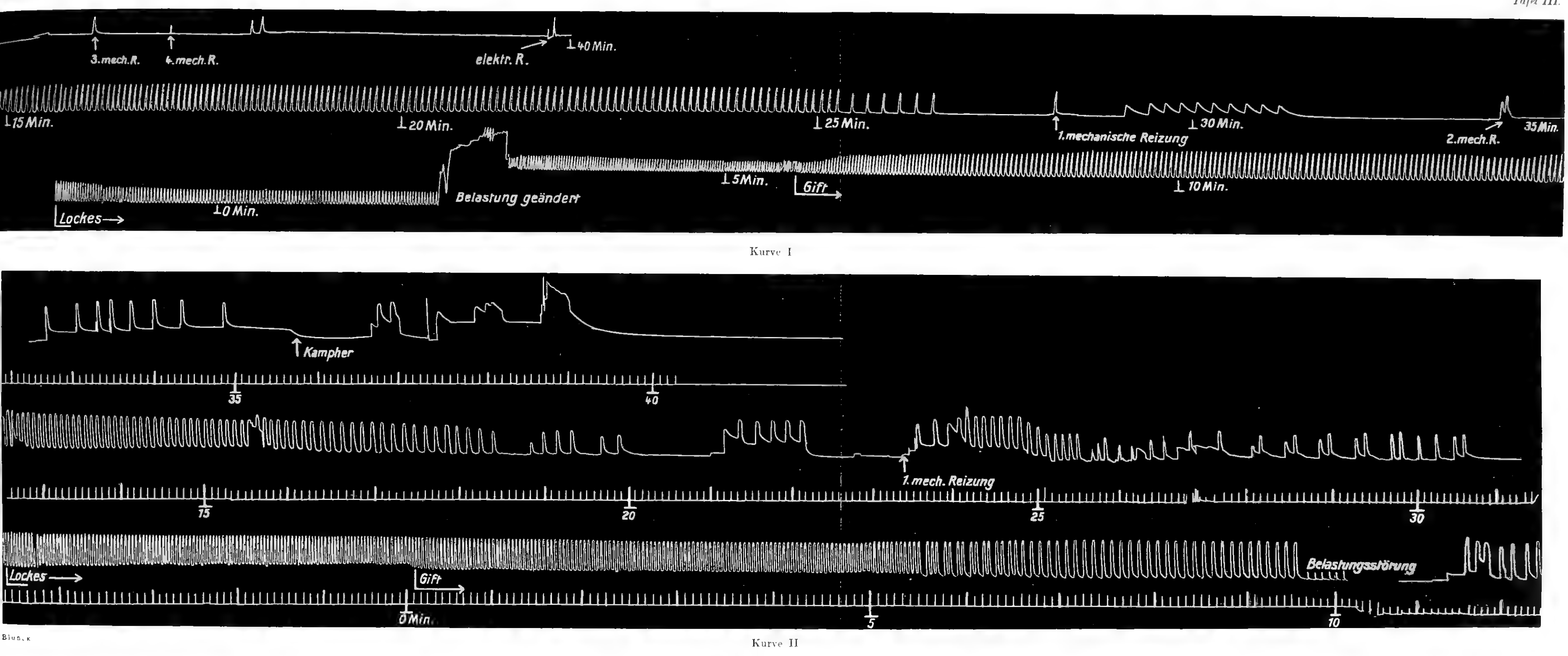
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



Verlag v. Wilhelm Engelmann
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Verlag v Wilhelm Engelmann

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

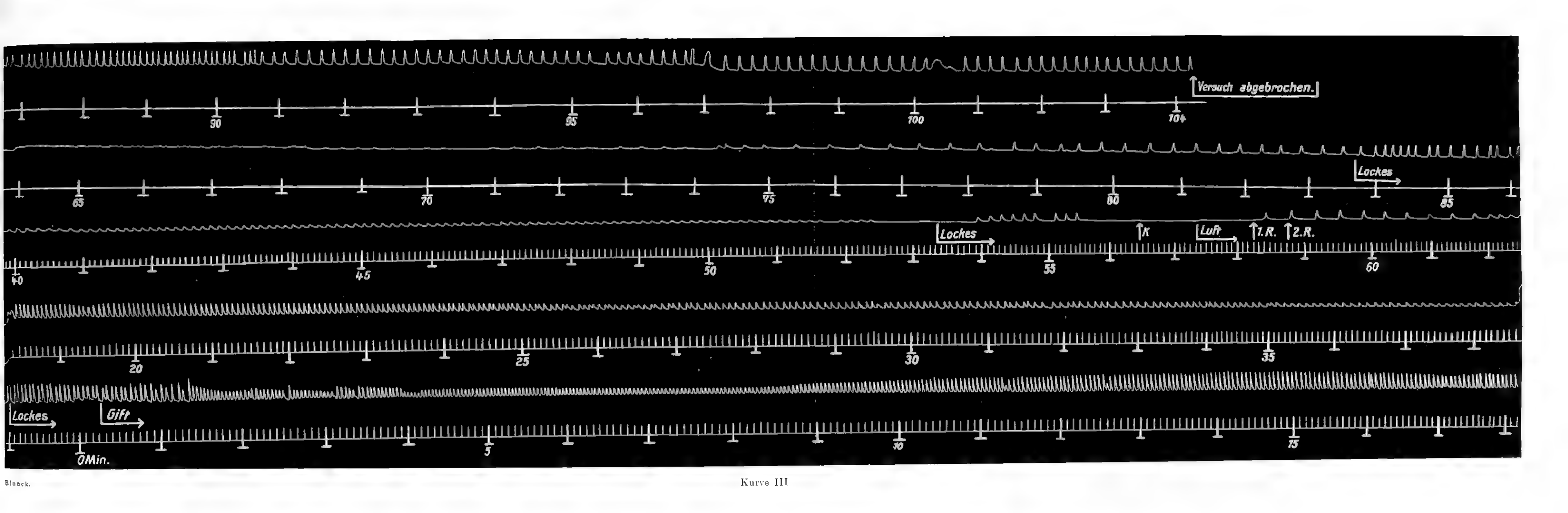


Kurve I

Kurve II

Blum, k

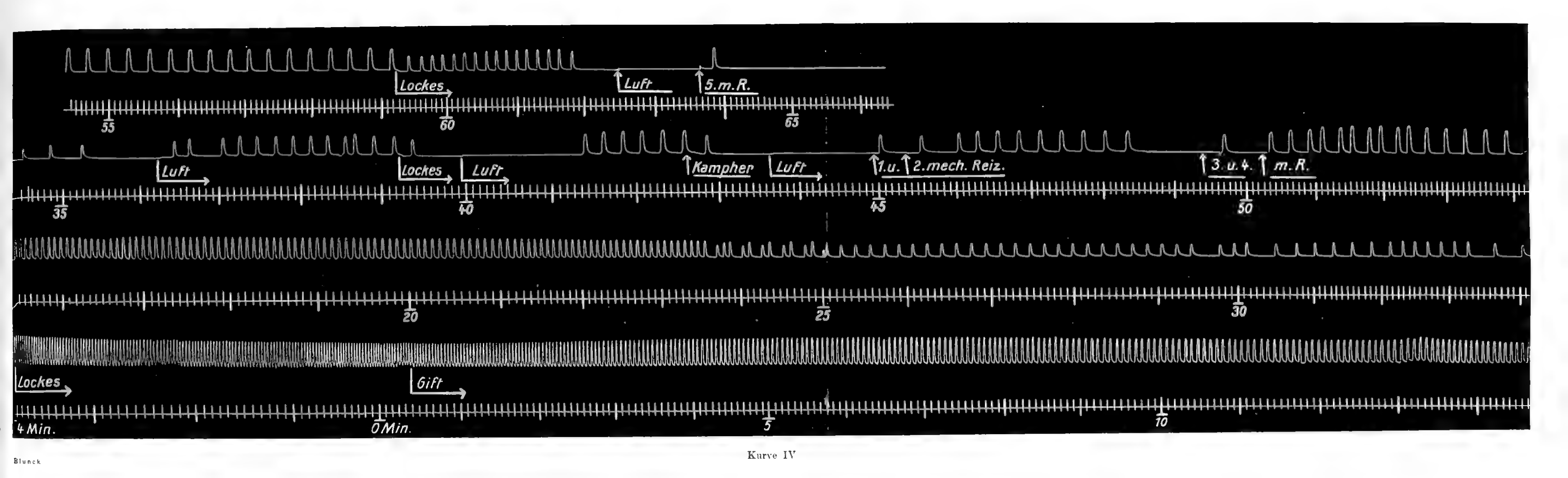
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Blunck.

Kurve III

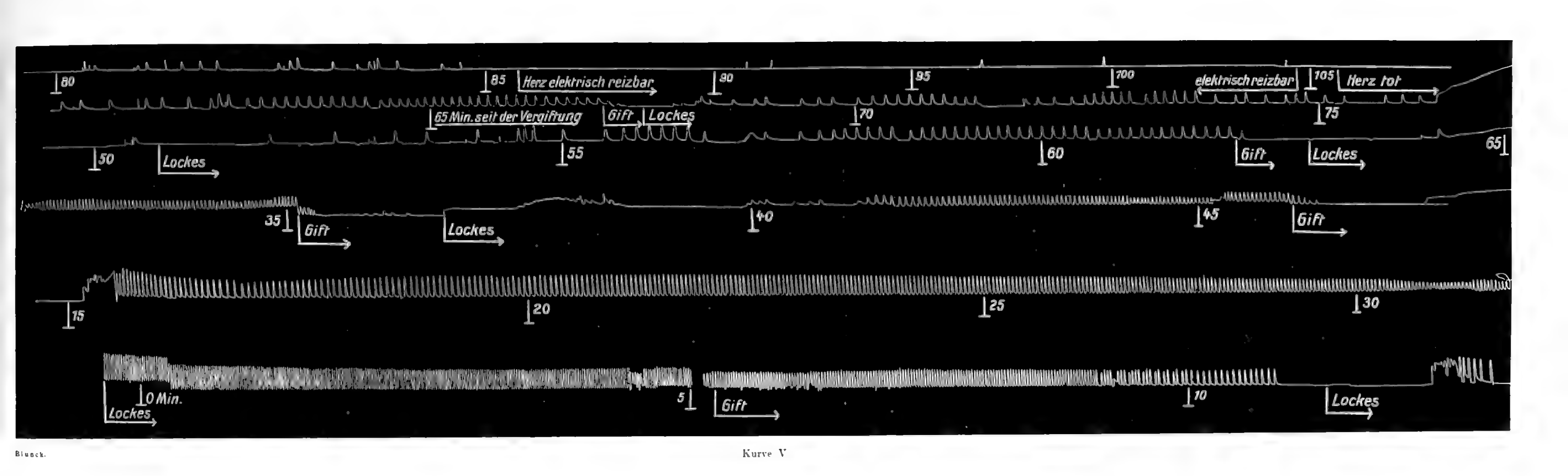
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Blunck

Kurve IV

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig



Blunck.

Kurve V

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

3 1 2

p s z s p

7

lp p z p lp

6 1,a

d an d

4

m¹ m² mp

8 5

m² mp lp z m¹ mp

9

m² m¹ lp p z p lp mp

11

10 12

13

E. Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

14 15

16 17

18 19

mp m² m¹ lp lp z p p m¹ m² mp

20

h h d

21

hp

23

h d

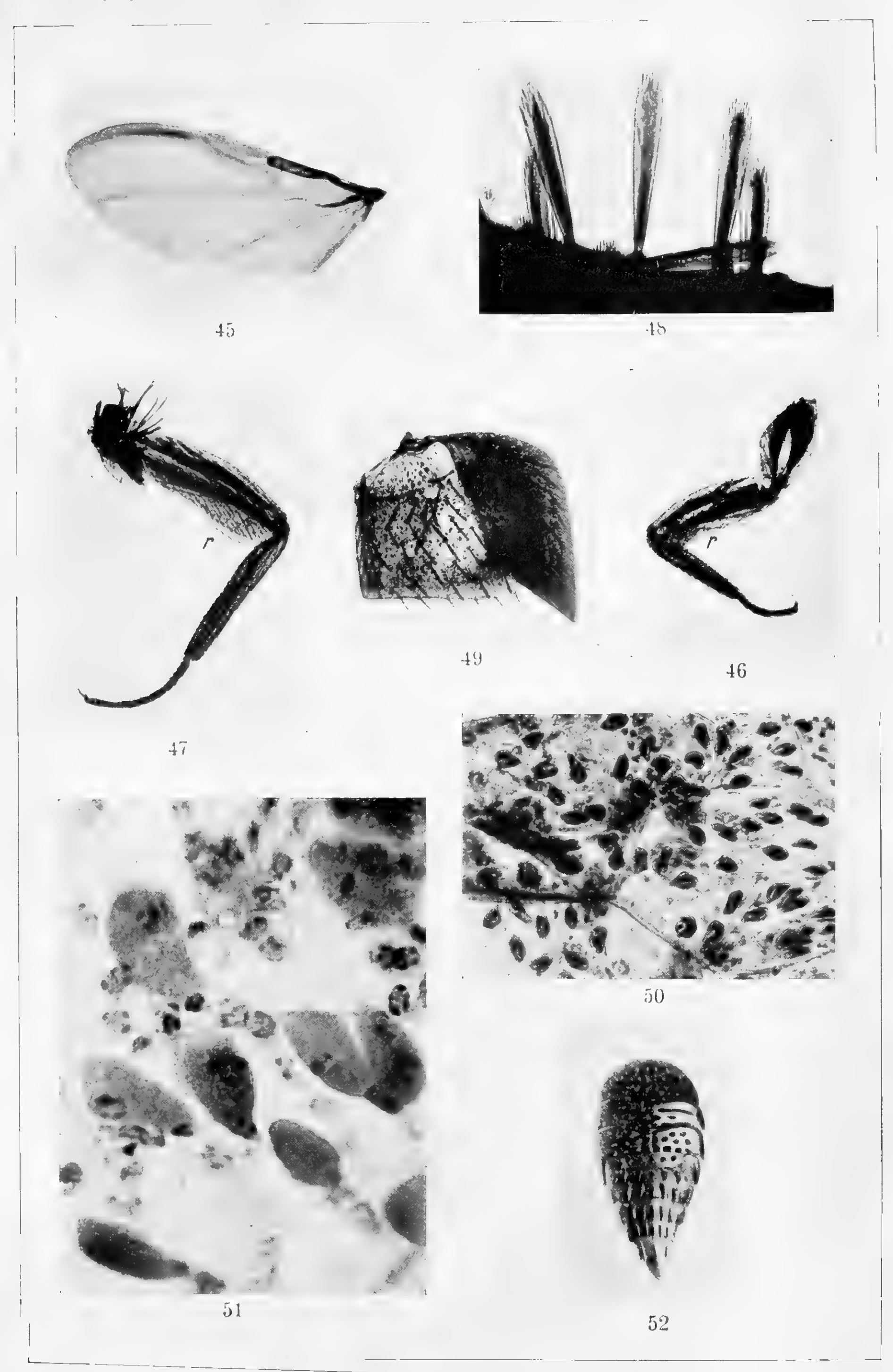
22

24a

24 25a 25

E. Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



E. Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

26 27 29 35 36 39 40

32 28 31 37 42

33 30 34 38 41 43 44

E. Wasmann phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

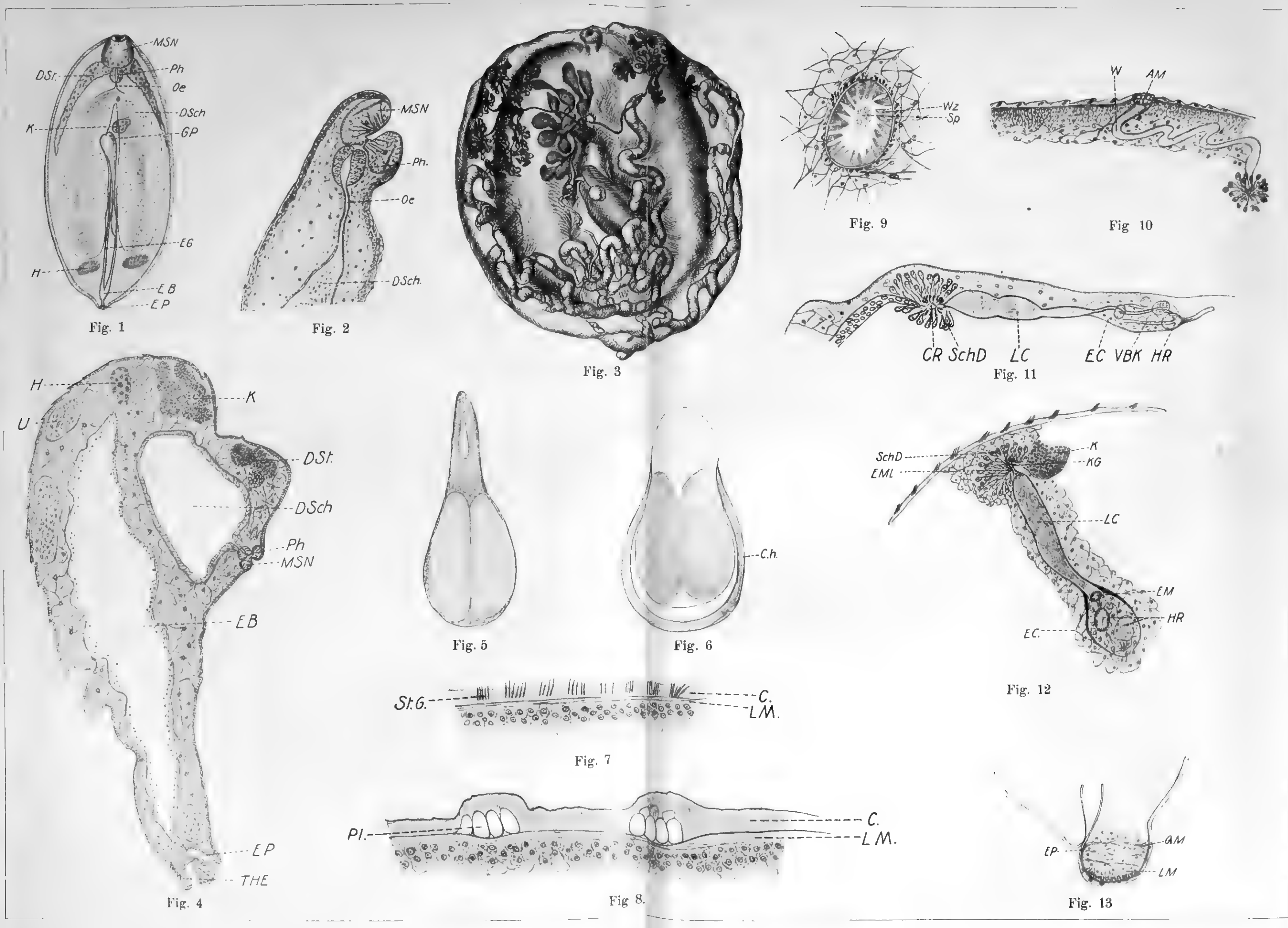


Fig. 1 Fig. 2 Fig. 3 Fig. 4 Fig. 5 Fig. 6 Fig. 7 Fig 8. Fig. 9 Fig 10 Fig. 11 Fig. 12 Fig. 13

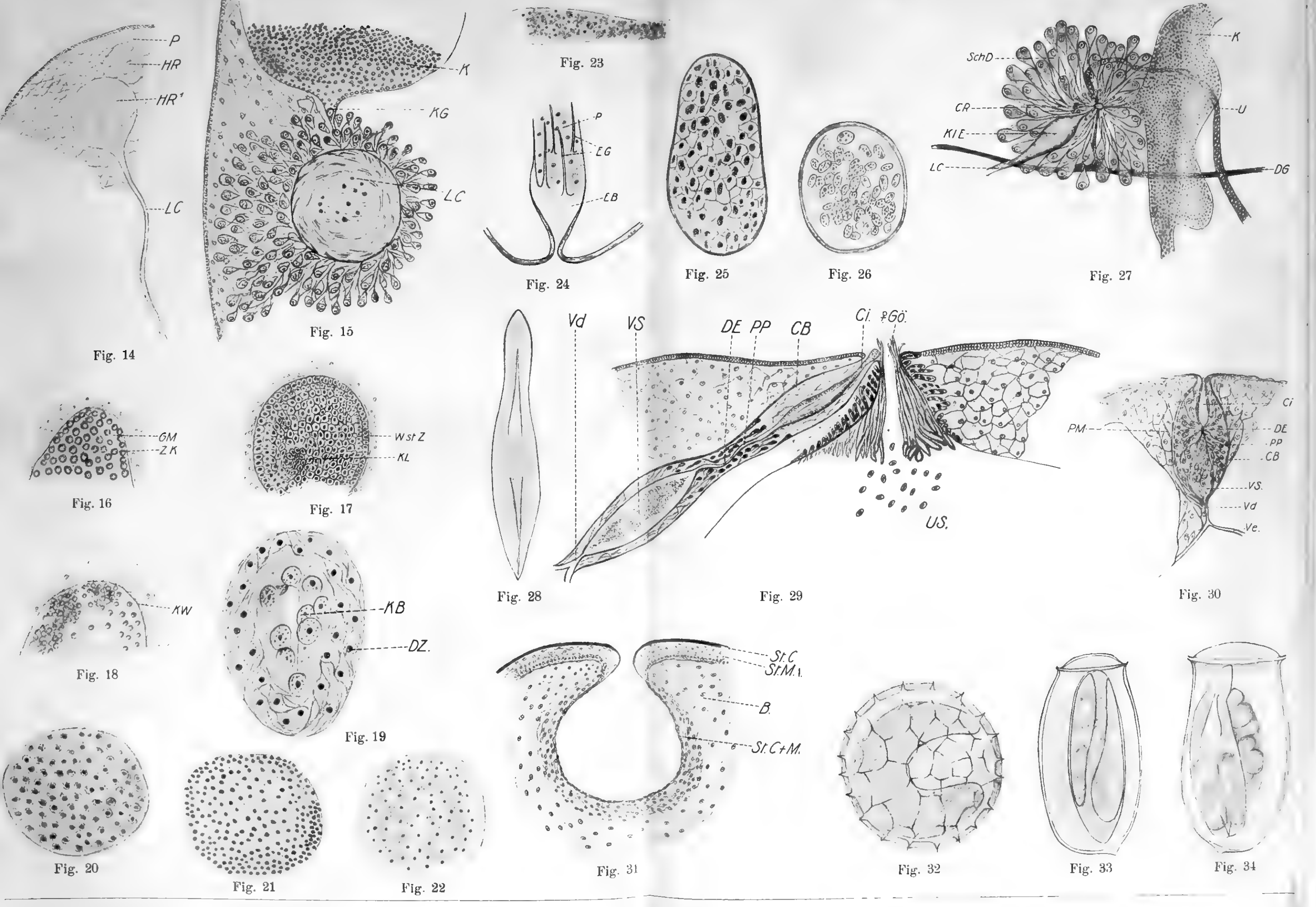
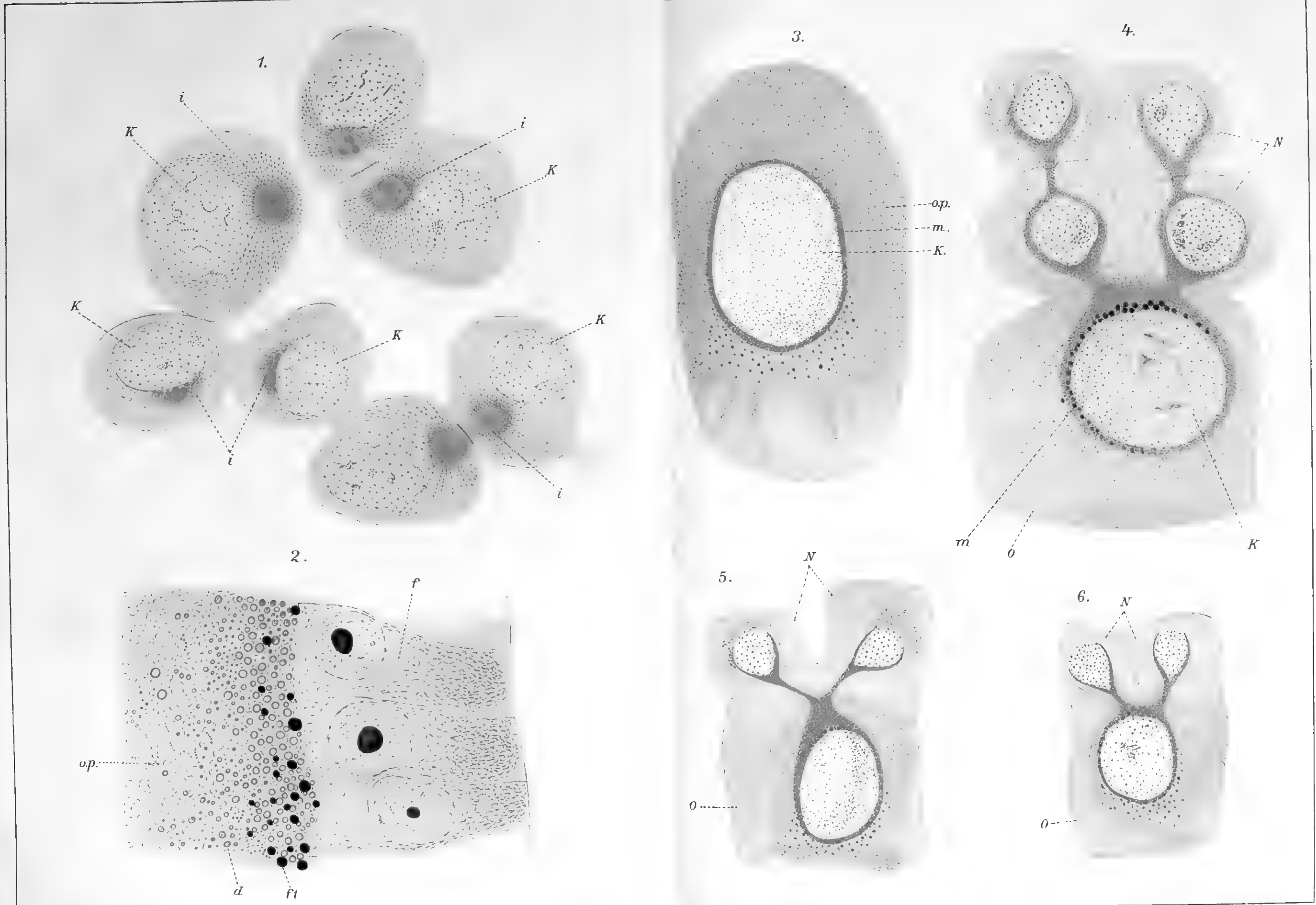
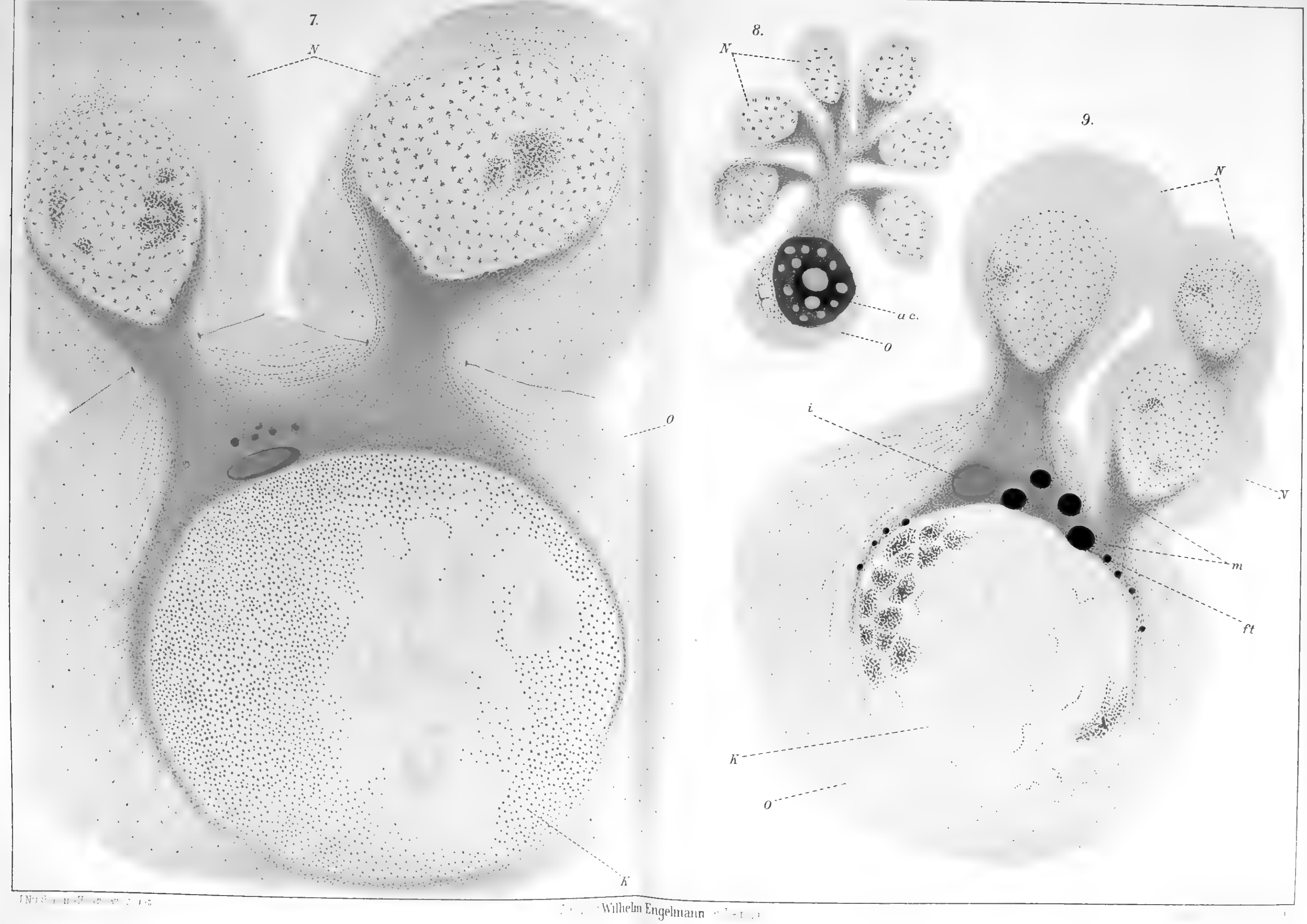
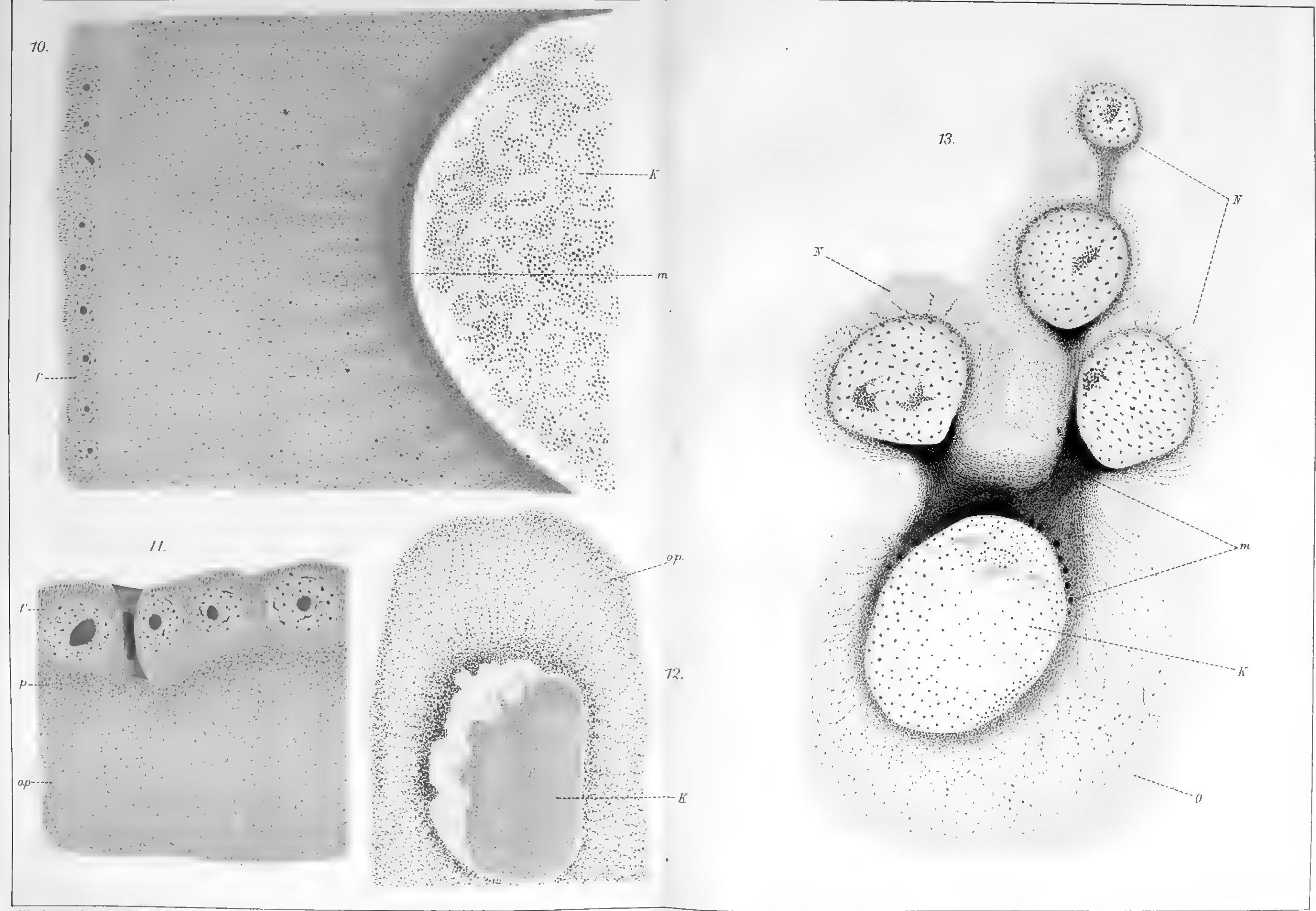


Fig. 14 Fig. 15 Fig. 16 Fig. 17 Fig. 18 Fig. 19 Fig. 20 Fig. 21 Fig. 22 Fig. 23 Fig. 24 Fig. 25 Fig. 26 Fig. 27 Fig. 28 Fig. 29 Fig. 30 Fig. 31 Fig. 32 Fig. 33 Fig. 34

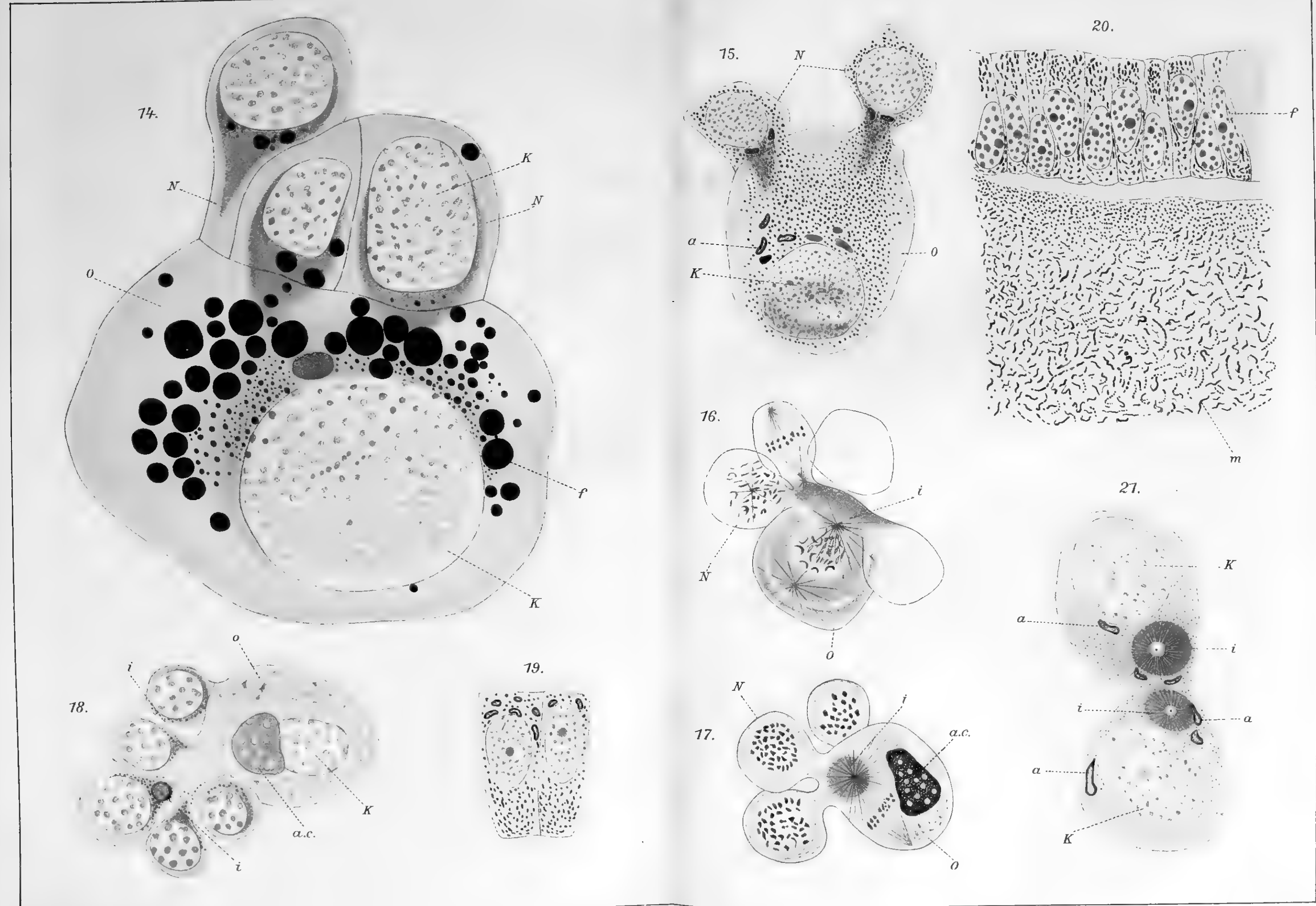

1.
i
K
i
K
K
K
K
i
i
2.
f
o.p.
d
ft
3.
o.p.
m.
K.
4.
N
m
o
K
5.
N
o
6.
N
o



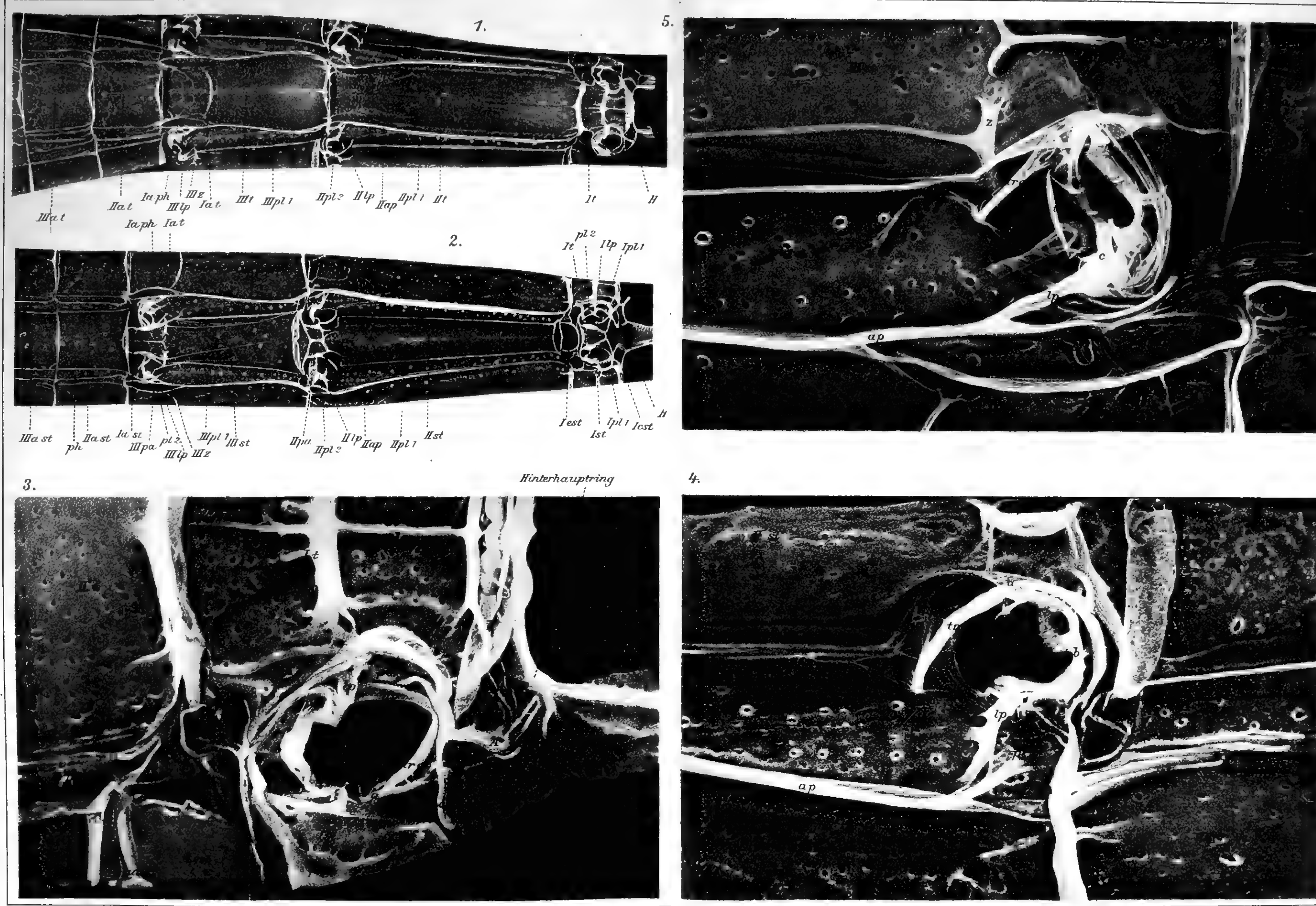
Wilhelm Engelmann

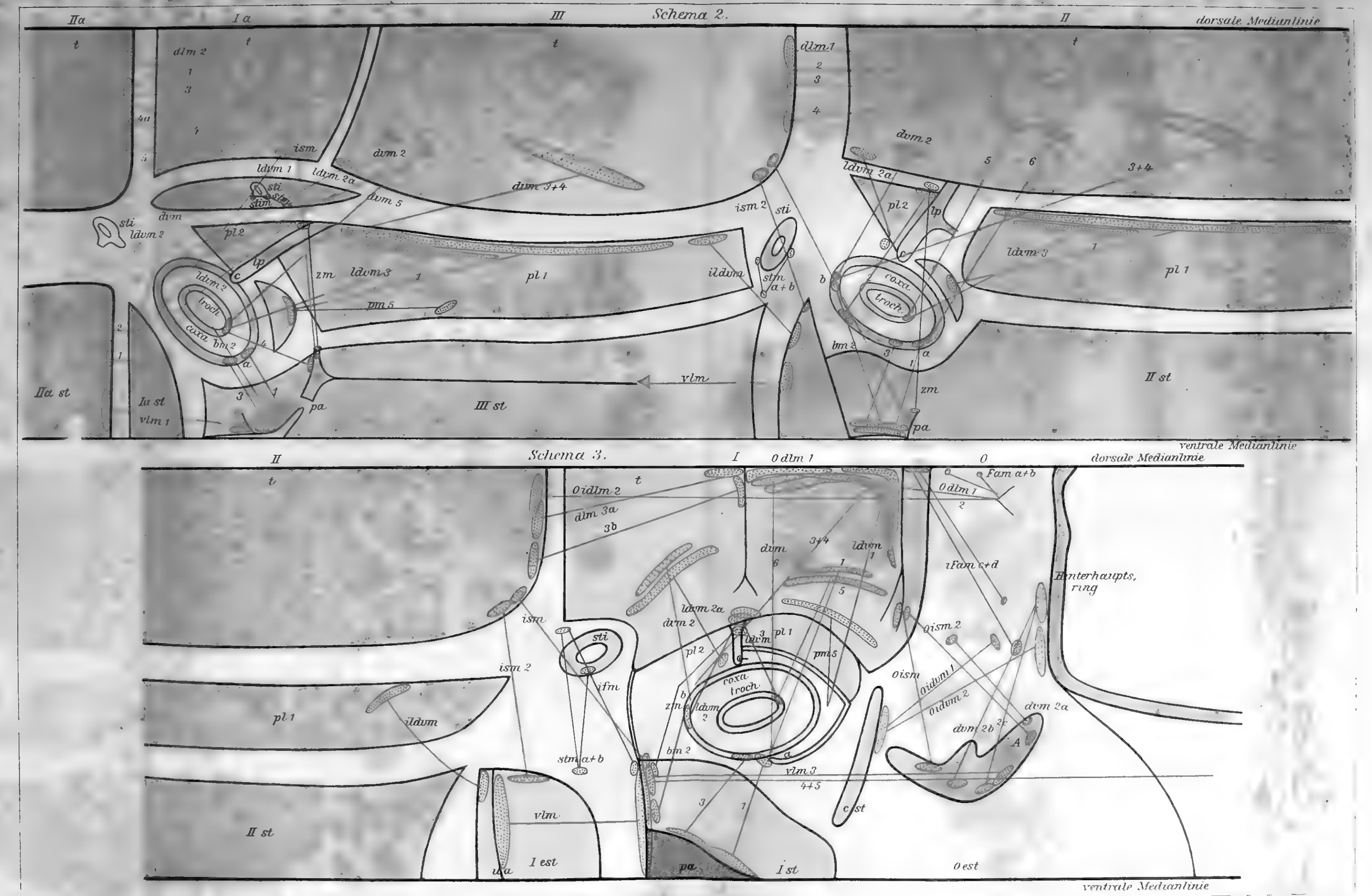


Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig



J. Nusbaum-Hilarowicz gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig


1.
IIIa t
IIa t
Ia ph
IIIlp
IIIz
Ia t
IIIt
IIIpl 1
IIpl 2
IIlp
IIap
IIpl 1
IIt
It
H
2.
Ia ph
Ia t
It
pl 2
Ilp
Ipl 1
IIIa st
ph
IIa st
Ia st
IIIpa
pl 2
IIIlp
IIIz
IIIpl 1
IIIst
IIpa
IIpl 2
IIlp
IIap
IIpl 1
IIst
Iest
Ist
Ipl 1
Icst
H
3.
Hinterhauptring
It
4.
ap
lp
b
5.
z
c
lp
ap



Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig

7.

III
abn
II

8.

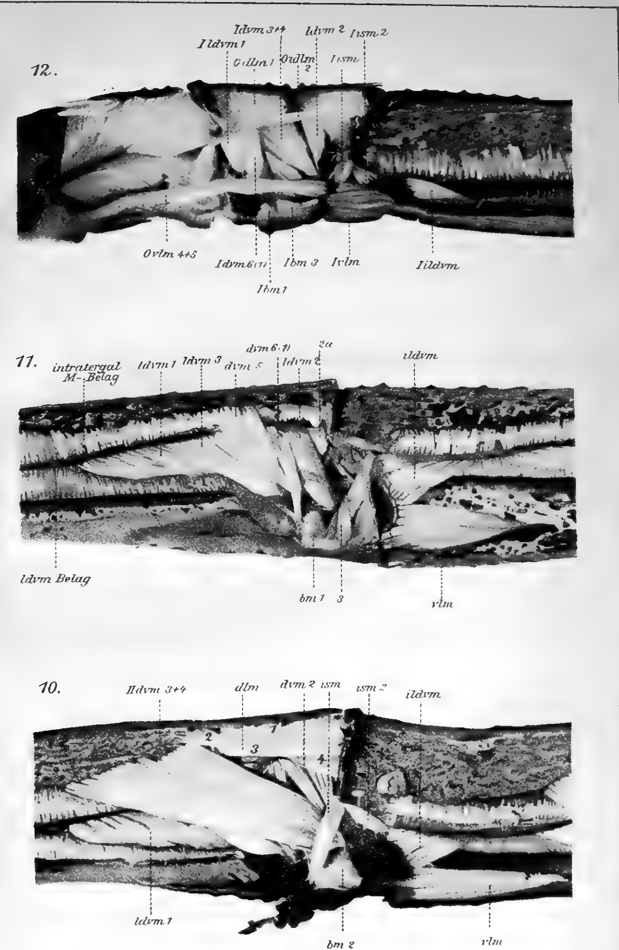
Ia vlm 1+2
III vlm
III bm 2
III ldvm 3
III ldvm 1
ldvm Belag
5
4
3
2
abnorm
*
Ia dlm
Ia ldvm 1
III ism
III dvm 2
III dvm 3+4
intratergal M Belag

9.

Ia vlm
2 1
III vlm
bm 1+2
zm
pm 5
pm Belag
ldvm 2
Ia dvm
Ia ldvm 1
ldvm 2
III ldvm 2a
III dvm 5
III ldvm 3
III ldvm 1
intratergal M Belag
ldvm Belag

6.

I
II
III
Ia
*
IIa




MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01862

